ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 93

10

ОКТЯБРЬ

280 лет
Академическое книгоиздательство России

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2008

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей,
Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова,
И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej,
Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, M. G. Pimenov, I. N. Safronova,
I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток),
З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск),
Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok),
Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk),
G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *О. В. Гусихина* и *М. Н. Сенина*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 93, № 9: 29.09.2008.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 01.09.2008. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 14.3. Уч.-изд. л. 16.7. Тираж 380 экз. Тип. зак. № 574. С 202

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2008 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2008 г.

УДК 581.174

© О. В. Яковлева, А. Н. Иванова, Е. М. Бармичева

БЕЛКОВЫЕ ВКЛЮЧЕНИЯ В ПЛАСТИДАХ: ТИПИЗАЦИЯ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ДИАГНОСТИКИ И ФИЛОГЕНИИ

O. V. YAKOVLEVA, A. N. IVANOVA, E. M. BARMICHEVA.
PROTEIN INCLUSIONS IN PLASTIDS: TYPIPICATION, DISTRIBUTION, SIGNIFICANCE FOR DIAGNOSTICS AND PHYLOGENY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: olgayak1945@mail.ru

Поступила 29.12.2006
Окончательный вариант получен 27.12.2007

Изучены белковые включения в пластидах и проведен анализ литературных данных по наличию белоксодержащих пластид в разных органах (лист, стебель, корень и корневище, цветонос, завязь, плод, семена, интегументы, зародыш) у 326 видов из 89 семейств сосудистых растений. Выявлено, что сходные по структуре включения могут находиться в строме пластиды или быть окружены мембраной. Обнаружены четыре основные формы отложения белка: гомогенные, кристаллические, фибриллярные, а также осмиофильные пластоглобулы с электронно-прозрачной полостью. Белоксодержащие пластиды неравномерно распределены в разных органах и тканях. Предложены 3 критерия для выявления белоксодержащих пластид (исключая осмиофильные пластоглобулы с электронно-прозрачной полостью) в растениях: наличие в ксилеме или флоэме таких транспортных форм азота, как уреиды, цитруллин и аргинин (1-й); наличие слизесодержащих клеток в эпидерме листьев или семенной кожуре (2-й); способность органов (в нашем случае листьев) к регенерации (3-й). Во многих случаях для видов одного семейства характерны пластиды со сходным типом отложения белка. Однако у видов, находящихся на разных ступенях развития, эти пластиды могут находиться в разных органах. Признак наличия или отсутствия белоксодержащих пластид, а также место их расположения могут быть использованы для решения вопросов систематики и филогении.

Ключевые слова: белоксодержащие пластиды, сосудистые растения, фитоферретин, листья, вегетативные органы, репродуктивные органы, классификация.

Пластиды с включениями, основным компонентом которых является белок, давно привлекают внимание исследователей (Schimper, 1878). В мировой литературе для описания таких пластид используется термин «белоксодержащие» («protein-containing» (Esau, 1975) или «protein-storing» (Newcomb, 1967)). Большой вклад в изучение белоксодержащих пластид внесли исследования, выполненные с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ), посвященные характеристике пластид ситовидных элементов стеблей, черешков и цветоносов, а также листьев (Behnke, 1971, 1972, 1974, 1981a, b, 1982, 1991). Была предложена классификация белковых и крахмалистых отложений, структура которых может быть использована для целей систематики. При этом первостепенное место отводится так называемым Р-пластидам (P-plastids), т. е. белоксодержащим пластидам (Behnke, 1981, 1991; Behnke, Barthlott, 1983). Белоксодержащие пластиды встречаются не только в ситовидных элементах, но и в клетках других тканей (Catesson, 1966; Newcomb, 1967; Матиенко, Чебану, 1973; Васильев, Гамалей, 1975). Однако систематических работ, посвященных белоксодержащим пластидам из других тканей, практически не проводилось. Имеется одна работа, выполненная на светооптическом уровне, в которой приведены данные о распределении пластид с белком в клетках эпидермы листа (Mikulska, 1959). В период с 1961 по 1980 г. отмечается наибольшее число электронно-микроскопических исследований, посвященных белоксодержащим пластидам. Эти исследования проведены на довольно узком круге растительных объектов и посвящены строению, функциональному значению и онтогенезу белковых включений (Stetler, Leatsch, 1969; Васильев, Гамалей, 1975; Hurkman, Kennedy, 1977; Harris, Schaefer, 1981). Согласно имеющимся в литературе данным, в пластидах встречаются два основных типа отложения белка: белки непосредственно в строме и белки, окруженные мембраной (Васильев, Гамалей, 1975; Матиенко, Чебану, 1973; Martin, Larbalestier, 1977; Harris, Schaefer, 1981; Яковлева, 1988, 1990; Яковлева, Мирославов, 1990; Пясяцкене и др., 1991; Данилова, Кашина, 1999; Kolalite, Ivanova, 2002).

Начиная с 1980-х годов специальные исследования, посвященные белковым включениям в пластидах, не проводились, а отмечалось только наличие белоксодержащих пластид в исследуемых структурах. Белоксодержащие пластиды отмечены, например, в секреторных структурах (Муравник, 1988, 1991; Яковлева, 1988, 1990; Пясяцкене и др., 1991; Колалите, 1994, 1996, 2001; Kolalite, 1997, 1998; Ascensao, Pais, 1998; Turner et al., 2000; Колалите и др., 2005; Yakovlev, Yakovleva, 2005; Ivanova, Kolalite, 2005), эпидермальных клетках разных органов (Christodoulakis et al., 1986; Christodoulakis, Fasseas, 1991; Polowick, Sawhney, 1993; Яковлева, Кравцова, 1999), водоносных тканях (Милашвили, Гамалей, 1985а, б). Белоксодержащие пластиды упоминаются и при описании актиноритмических реакций растений (Кашина и др., 1981; Данилова, Кашина,1987, 1999).

Настоящая статья посвящена анализу пластидных включений и их распределению преимущественно у видов с крахмалистыми пластидами (S-пластидами) в ситовидных элементах у представителей разных систематических групп.

Материал и методика

Белковые отложения в пластидах изучены у 326 видов из 89 семейств сосудистых растений и 3 семейств споровых растений. Авторами исследовано 222 вида. Материал по 20 видам предоставлен Е. В. Вознесенской (В), А. В. Разумовской (Р) и Е. М. Бармичевой (Б). Сведения о белковых включениях у 84 видов взяты из литературных источников. Авторы в основном исследовали виды, имеющие слизепроизводящие клетки в различных органах (Solereder, 1899; Grubert, 1981; Яковлева, 1988; Быкова, Яковлева, 1991), а также виды, у которых в ксилемном соке или во флоэме имеются такие транспортные формы азота, как аллантоин, аллантоиновая кислота, цитруллин, аргинин, пролин (Bollard, 1957; Mothes, 1961; Mothes, Engelbrecht, 1952; Reinbothe, Mothes, 1962; Reuter, 1957). Для фиксации брали части разных органов растений.

Ниже перечислены семейства, виды и органы растений, исследованных авторами, их коллегами и другими исследователями. В скобках у каждого вида или органа отмечено: 0 — собственные данные, цифрами от 1 до 70 — литературные данные, ссылки на которые приведены ниже, буквами Б, В и Р — данные, предоставленные Бармичевой, Вознесенской, Разумовской (см. выше).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ, ИЗ КОТОРОЙ ВЗЯТЫ ДАННЫЕ О БЕЛКОВЫХ ВКЛЮЧЕНИЯХ В ПЛАСТИДАХ

1 — Васильев, Гамалей, 1975; 2 — Гамалей, 2004; 3 — Данилова, Кашина, 1999; 4 — Жилин, Яковлева, 1994; 5 — Колалите, 1994; 6 — Колалите, 2001; 7 — Колалите и др., 2005; 8 — Матиенко, Чебану, 1973; 9 — Милашвили, Гамалей, 1985а; 10 — Милашвили, Гамалей, 1985б; 11 — Мирославов, 1972; 12 — Мирославов, 1974; 13 — Муравник, 1988; 14 — Яковлева и др., 2001; 15 — Amelunxen et al., 1970; 16 — Ames, Pivorum, 1974; 17 — Ascensao, Pais, 1998; 18 — Bartels, Weier, 1967; 19 — Behnke, 1972; 20 — Behnke, 1975a; 21 — Behnke, 1981; 22 — Behnke, 1988; 23 — Behnke, 1991; 24 — Blackwell et al., 1969; 25 — Bonora et al., 2000; 26 — Bosabalidis, 1987; 27 — Burgess, 1970; 28 — Casadoro et al., 1977; 29 — Catesson, 1966; 30 — Christodoulakis, Fasseas, 1991; 31 — Cresti et al., 1984; 32 — Cronshaw et al., 1966; 33 — Deschamps, 1970; 34 — Fattah, Webster, 1989; 35 — Freeman, 1973; 36 — Gailhofer, Thaler, 1974; 37 — Gunning et al., 1968; 38 — Harris, Spurr, 1969; 39 — Heltne, Bonnett, 1970; 40 — Hirsch et al., 2006; 41 — Hyde et al., 1963; 42 — Ivanova, Kolalite, 2005; 43 — Kolalite, 1998; 44 — Marinos, 1967; 45 — Martin, Larbalestier, 1977; 46 — Matienco et al., 2004; 47 — Mikulska, 1959; 48 — Newcomb, 1967; 49 — Polowick, Sawhney, 1993; 50 — Prego et al., 1998; 51 — Rao, Dave, 1983; 52 — Robards, Humpherson, 1967; 53 — Robards, Robinson, 1968; 54 — Salem, Abren, 1972; 55 — Schnepf, 1961; 56 — Shumway et al., 1967; 57 — Simpson et al., 1975; 58 — Sprey, 1976; 59 — Sprey, Laetsch, 1975, 1976; 60 — Srivastava, 1966; 61 — Stetler, Leatsch, 1969; 62 — Thaler et al., 2001; 63 — Thompson et al., 1977; 64 — Thomson, Journett, 1971; 65 — Turner et al., 2000; 66 — Voznesenskaya et al., in press; 67 — Wildman, Hunt, 1976; 68 — Williams, 1974; 69 — Yakovleva, Zhilin, 1995; 70 — Yoo, 1970.

СПИСОК ИССЛЕДОВАННЫХ ВИДОВ И ОРГАНОВ

Polypodiopsida

Aspidiaceae: *Didymochlaena truncatula* (Sw.) J. Sm. (0) — лист.

Ophioglossopsida

Ophioglossaceae: *Botrichium lunaria* (L.) Sw. (0) — лист.

Psilotopsida

Psilotaceae: *Psilotum triquetrum* Sw. (0) — корневище.

Pinopsida

Pinaceae: *Larix sibirica* Nois. ex Steud. (0) — кончик корня проростка.

Cycadopsida

Stangeriaceae: *Stangeria eriopus* (Kunze) Nash (0, 1) — лист.

Magnoliopsida

Aceraceae: *Acer platanoides* L. (0) — молодой и зрелый лист, черешок; *A. campestre* L. (0) — лист; *A. pseudoplatanus* L. (0) — лист, стебель; ***Amaranthaceae:*** *Amaranthus blitoides* S. Watson (B), *A. retroflexus* L. (B) — лист; ***Annonaceae*** — побег (20): *Annona cherimola* Miller, *A. reticulata* L. — лист (0), побег (22); *A. muricata* L., *A. squamosa* L., *Asimina triloba* Dun., *Cananga odorata* Hook. — побег (22); *Monodora tenuifolia* Benth. (0) — лист; *Uvaria chamae* Beauv. — цветонос (0), побег (22); ***Apiaceae:*** *Daucus carota* L. — черешок (0), лист (16); *Carum carvi* L. (42) — семя; ***Apocynaceae:*** *Cerbera floribunda* K. Schum. (0), *Rauvolfia caffra* Sond. (0), *R. canescens* L. (0), *R. vomitoria* Afzel. (0) — лист; ***Aquifoliaceae:*** *Ilex aquifolia* L. (0) — лист; ***Araliaceae:*** *Delarbrea paradoxa* Vieill. (6), *Fatsia japonica* (Thunb.) Decne et Planch. (6), *Polyscias filicifolia* (Moore ex Fourn.) Bailey (6), *Schefflera venulosa* Harms (6), *Tupidanthus calyptratus* Hook. f. et Thoms. (6), *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim. (7) — апикальная часть побега; *Hedera helix* L. — лист (54), стебель (0), корень стеблевого черенка (0); ***Aristolochiaceae:*** *Aristolochia* sp. (22) — побег; *Asarum europaeum* L. — лист (47), побег (22); ***Asteraceae:*** *Antennaria dioica* Gaertn. (0), *Arctium tomentosum* Mill. (0), *Artemisia arctica* Less. (0), *Petasites frigida* Macoun (0), *Lactuca sativa* L. (47) — лист; *Artemisia stolonifera* (Maxim.) V. L. Komarov, *Sigesbeckia glabrescens* (Makino) Makino — плод (0); *Taraxacum officinale* (L.) Weber — лист (0, 45), корневище (0); *Tussilago farfara* L. (0) — лист, корневище, завязь; *Helianthus annuus* L. (16) — каллус; ***Begoniaceae:*** *Begonia rex* Putz. (0) — лист; ***Berberidaceae:*** *Berberis vulgaris* L. (0) — лист; *Podophyllum peltatum* L. (0) — лист, корневище, завязь; ***Betulaceae:*** *Alnus glutinosa* Medik., *Corylus avellana* L., *Carpinus betulus* L. — лист (0); *Betula pendula* Roth (0) — молодой и зрелый лист, стебель; ***Bombacaceae:*** *Adansonia digitata* L., *Pachira aquatica* Aubl. — лист (0); ***Boraginaceae:*** *Myosotis scorpioides* L. — лист, цветонос (0); *M. sparsiflora* Kirschl. ex Mutel (0), *M. sylvatica* Ehrh. ex Hoffm. (0) — лист, цветонос, завязь; *Lindelofia pterocarpa* (Rupr.) Popov (В), *Anchusa officinalis* L. (47), *Pulmonaria obscura* Dumort. (0, 47), *Mertensia maritima* (L.) S. F.Gray (0) — лист; *Symphytum officinale* L. (0) — лист, корень; ***Brassicaceae:*** *Alyssum saxatile* Bory & Chaub., *Armoracia rusticana* Gaertn. Mey. & Scherb., *Barbarea arcuata* Rchb. — лист с цветоноса (0); *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. — лист с цветоноса (0, 40), цветонос (0), завязь (0); *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. (0) — лист с цветоноса, стебель, плодоножка, семя; *Lunaria rediviva* L. (0) — лист нижний; *Armoracia rusticana* Gaertn. Mey. & Scherb., *Cardamine pratensis* Hook. f. — лист прикорневой (0); *Cakile maritima* Scop., *Crambe maritima* L., *Iberis gibraltarica* L. — лист (0); ***Cactaceae*** — побег (20): *Pereskia aculeata* Mill. (47) — лист; *Mamillaria bocasana* Poselg. (0), *Opuntia* sp. (64), *Opuntia basilaris* Engelm. & Bigel. (35) — побег; ***Calycanthaceae:*** *Calycanthus occidentalis* Hook. — лист (0), побег (22); ***Caricaceae:*** *Carica papaya* L. (0) — лист; ***Chenopodiaceae:*** *Climacoptera transoxana* (Iljin) Botsch (В), *Salsola richteri* (Moq.) Kar ex Litv. (В), *S. australis* R. Br. (В), *S. pestifer* A. Nelson (В), *S. collina* Pall. (В), *Hammada leptoclada* (Popov) Iljin (В), *Kochia prostrata* Schrad. (В), *Camphorosma monspeliacum* Pall. (В), *Anabasis salsa* Paulsen (В), *Suaeda heterophylla* Bunge (66), *S. arcuata* Bunge (66), *S. eltonica* Iljin (66), *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin (0), *H. persicum* Bunge ex Boiss. & Buhse (0), *Beta vulgaris* L. (32) — лист; *Spinacia oleracea* L. (59) — лист, проросток; *Chenopodium quinoa* Willd. (50) — семя, зародыш; ***Cistaceae:*** *Helianthemum arcticum* Janchen, *H. nummularium* Guss. — лист (0); ***Clusiaceae:*** *Hypericum perforatum* L. (0) — лист; ***Convolvulaceae:*** *Calistegia* sp. (0) — лист; *Convolvulus arvensis* L. — лист (0), корень (39); ***Crassulaceae:*** *Kalanchoe daigremontiana* Raym.-Hamet & H. Perrier — лист (11), каллус (16); *K. pinnata* Pers. (63) — молодой лист; ***Droseraceae:*** *Aldrovanda vesiculosa* L., *Drosera rotundifolia* L. — лист (0); ***Empetraceae:*** *Empetrum nigrum* L. (0) — лист; ***Ericaceae:*** *Arbutus unedo* L., *Calluna vulgaris* Salisb., *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Oxycoccus palustris* Pers. — лист (0); *Rhododendron caucasicum* Pall. (0) — лист из почки; *Erica arborea* Thunb. (0), *E. canaliculata* Andr. (0) — лист, черешок; *Vaccinium myrtillus* L. (0), *V. uliginosum* L. (0) — лист, цветонос; *Hipopitys monotropa* Crantz (Б) — кончик корня, 0.5—1 мм, 1—2 мм, 2 мм от кончика; ***Eucommiaceae:*** *Eucommia ulmoides* Oliv. (0), *E. palaeoulmoides* Baik. (4, 69) — лист; ***Euphorbiaceae:*** *Euphorbia cheirolepis* Fisch. & Mey. (0) — лист; *Excoecaria bicolor* Hassk. (0) — лист, рыльце; ***Eupomatiaceae:*** *Eupomatia laurina* R. Br. (0) — лист, завязь; ***Fabaceae:*** *Mimosa pudica* Mill. — молодой (0) и зрелый (0, 21) лист; *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (0), *Acacia bonariensis* Gill. (0), *Acacia implexa* Benth. (0), *Alhagi persarum* Boiss. & Buhse (0), *Cassia siamea* Lam. (0), *Faba bona* Medik. (22), *Vicia faba* L. (56), *Gleditschia triacanthos* L. (0), *Lathyrus megalanthus* Steud. (0, 12), *Samanea saman* Merill (0), *Sophora japonica* L. (0), *Trifolium pratense* L. (0, 19), *Vigna unguiculata* (L.) Walp. (0), *Medicago sativa* L. (21), *Melilotus album* Medik. (21), *Poinciana regia* Boj. ex Hook. (0) — лист; *Pisum sativum* L. — лист (21), зародыш (41, 53, 70); *Glycine max* (L.) Merr. (0) — первый лист проростка; *Phaseolus vulgaris* L. (48) — корень; ***Fagaceae:*** *Quercus robur* L. (0) — молодой и зрелый лист, стебель; ***Gunneraceae*** — побег (23): *Gunnera perpensa* L., *G. magellanica* Lam. — лист (0); ***Hippocastanaceae:*** *Aesculus hippocastanus* L. (0) — лист, черешок, цветонос; *A. indicus* (Coleb.)Wall. (0) — лист; ***Lamiaceae***: *Galeopsis tetrahit* L. (Р), *Phlomis fruticosa* L. (30), *Nepeta cataria* L. (5, 43), *Dracocephalum moldavica* L. (5), *Thymus ovatus* Mill. (47), *Origanum dictamnus* L. (26) — лист; *Perilla ocimoides* L. (3) — вегетативная и префлоральная меристемы, лист, черешок, железистый волосок листа, пельтатная железка; *Leonotis leonurus* (L.) R. Br. (17), *Mentha piperita* L. (65) — пельтатная железка; ***Lauraceae:*** *Cinnamomum tamala* T. Nees & Eberm. (0) — лист, рыльце; *Laurus canariensis* Webb, *Persea gratissima* Gaerth., *Umbellularia californica* (Hook. & Arn.) Nutt. — лист (0), побег (22); ***Lentibulariaceae:*** *Pinguicula vulgaris* Petagn. (13) — листовые железки; ***Linaceae:*** *Linum flavum* L. (0) — лист, стебель, цветонос; *L. austriacum* DC. (0) — лист, стебель, зародыш; *L. perenne* L. (0) — лист, стебель, цветонос, проросток; *L. usitatissimum* Griseb. — завязь (33); ***Lythraceae:*** *Lagerstroemia indica* L. (0) — лист; ***Magnoliaceae:*** *Liriodendron tulipifera* L. (0), *Magnolia sp.* (47), *M. acuminata* L. (0), *M. grandiflora* L. (0) — лист; *Liriodendron chinense* Sarg. (0) — лист, черешок, лодикула; *Michelia figo* Sprang. (0) — лист, цветонос, завязь; ***Malvaceae:*** *Hibiscus elatus* Sw., *Alcea flavovirens* Boiss. et Buhse, *A. rosea* L., *Malvaviscus arboreus* Cav., *Pavonia longifolia* A. St.-Hil., *Thespesia populnea* (L.) Correa — лист (0); *Alcea angulata* (Freyn) Freyn et Sint. ex Iljin (0) — лист, семена; *Alcea rhyticarpa* Trautv. ex Boiss. (0) — гипокотиль, лист 2-месячного проростка, лист с цветоноса, семена; *Alcea sycophylla* Iljin et Nikitin (0) — корень 2-месячного проростка; ***Meliaceae:*** *Swietenia macrophylla* King (0) — лист; ***Moraceae:*** *Antiaris toxicaria* Lesch., *Morus alba* L. — лист (0); ***Nelumbonaceae:*** *Nelumbo nucifera* Gaertn. (Б) — корень; ***Nyctaginaceae*** — побег (20); *Bougainhvillaea glabra* Choisy (0) — лист; ***Oleaceae:*** *Fraxinus excelsior* L. (0), *F. ornus* Pall. ex M. Bieb. (2) — лист; *F. americana* L. (60) — стебель; ***Onagraceae:*** *Chamerion angustifolium* (L.) Holub (0) — лист; ***Oxalidaceae:*** *Averrhoa carambola* L., *Oxalis acetosella* L. — лист (0); ***Papaveraceae:*** *Chelidonium majus* L., *Papaver pulvinatum* Tolm. — лист (0); *P. gorodcovii* Tolm. a. Petrovsky (0) — лист, семя, зародыш; ***Passifloraceae:*** *Passiflora edulis* Sims (55) — лист; ***Phytolaccaceae*** — побег (20); ***Piperaceae:*** *Peperomia obtusifolia* (L.) A. Dietr. (10) — лист; ***Plantaginaceae:*** *Plantago major* L. — лист (0, 12), завязь (0); *P. media* Blanco (0) — лист; *P. cynops* L., *P. maritima* Auct., *P. montana* Griseb. — семя (0); ***Platanaceae:*** *Platanus occidentalis* L. (0) — лист; ***Polygonaceae:*** *Polygonum aviculare* Bert. ex Meisn. (0) — лист; ***Ranunculaceae:*** *Aconitum napellus* L. (47), *Batrachium era-*

dicatum (Laest.) Fries (9), *B. peltatum* (Schrank) Presl (9), *Clematis vitabla* L. (47), *Ranunculus* sp. (0), *R. sceleratus* L. (0), *R. repens* Watson (0), *R. pygmaeus* Gueldenst. ex (материал Л. С. Буболо), *Halerpestes salsuginosa* Greene (B), *Trollius europaeus* Sobol. (0) — лист; *Caltha palustris* L. (0) — лист прикорневой; *R. ficaria* Walter (0) — бульба; ***Rhamnaceae:*** *Frangula alnus* Mill. (0) — лист, стебель; ***Rosaceae:*** *Agrimonia enfaforia* L., *Crataegus monogyna* Jacq., *Fragaria vesca* L., *Padus avium* Mill., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Pyracantha crenulata* (D. Don) M. Roem., *Rosa rugosa* Thunb., *Comarum palustre* L., *Laurocerasus officinalis* M. Roem. — лист (0); *Malus domestica* Borkh. (0) — кожура с плода; *Sorbus aucuparia* Poir. (0) — лист, стебель; ***Rubiaceae:*** *Coffea arabica* L. (0) — лист; ***Rutaceae:*** *Citrus limon* (L.) Burm.f., *Acantholimon parviflorum* Regel — лист (0); *Phellodendron amurense* Rupr. (0) — лист, стебель; *C. reticulata* Blanco (0) — корка плода; ***Salicaceae:*** *Populus balsamifera* Mill., *P. tremula* L., *Salix alba* Kern., *S. glauca* L. — лист (0); *P. trichocarpa* Torr. & A. Gray (0) — лист, черешок; *P. tremuloides* Michx. (24) — каллус; *S. fragilis* Host (52, 53) — стебель; ***Sapindaceae:*** *Alectrion excelsum* Gaert. (0) — лист; ***Schisandraceae:*** *Kadsura japonica* Benth. (0) — лист; ***Scrophulariaceae:*** *Gratiola officinalis* L. (P), *Veronica chamaedris* L. (0), *V. alpina* L. (P), *V. arvensis* L. (P), *Pedicularis lapponica* L. (P), *Limnophila aquatica* (Willd.) Santapau (0), *L. sessiliflora* Griff. (0), *Verbascum thapsus* L. (12) — лист; ***Simaroubaceae:*** *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle (0) — лист; ***Simmondsiaceae:*** *Simmondsia chinensis* C. K. Schneid. (0) — лист; ***Solanaceae:*** *Solanum tuberosum* L. — лист (0), апикальная меристема (44); *S. luteum* Mill. (57) — плод; Nicotiana tabacum L. — примордии листа (61), лист (16), каллус (16); *N. alata* Link & Otto (31) — пыльца; *Atropa belladonna* L. (28) — лист; *Datura stramonium* L. (16) — каллус; *Lycopersicon esculentum* Mill. — лист (34), плод (8, 16, 38), семя (49); ***Sterculiaceae:*** *Dombeya dregeana* Sond. ex L., *D. wallichii* Benth. et Hook., *Cola millenii* K. Schum., *Pterospermum acerifolium* Benth., *Sterculia nobilis* Sm. ex Rees, *S. alata* Roxb., *S. setigera* Delile — лист (0); *Theobroma cacao* L. (0) — молодой и зрелый лист; ***Theaceae:*** *Ternstroemia gymnantera* (Wight. Et Arn.) Sprague — лист (0); *Thea sinensis* L. (0) — молодой и зрелый лист; ***Tiliaceae:*** *Sparmannia africana* L., *Tilia begoniifolia* Chun & Wong, *T. cordata* Mill. — лист (0); *T. platyphyllos* Scop. (0) — стебель, лист из почки, лист с цветущего побега; ***Trochodendraceae:*** *Trochodendron aralioides* P. F. Siebold & J. G. Zuccarini (0) — лист; ***Ulmaceae***: *Ulmus americana* L., *U. fulva* Michx. — побег (19); *U. carpinifolia* Rupr. ex Suckow., *U. glabra* f. *pendula* Huds., *U. laevis* Pall. — лист (0); ***Urticaceae:*** *Urtica dioica* L. (0) — лист, цветок, плоды; *Pellionia daveauana* N. E. Br. (16) — лист, стебель; ***Verbenaceae:*** *Verbena officinalis* L. (0, 47) — лист; *Tectona grandis* L.f. (51) — стебель; ***Viburnaceae:*** *Viburnum opulus* L., *V. suspensum* Lindl. — лист (0); ***Violaceae:*** *Viola arvensis* Murr., *V. canina* L., *V. collina* Bess., *V. tricolor* L., *V. hirta* L., *V. riviniana* Reichenb., *V.* × *wittrockiana* Gams, *V. cornuta* Desf., *V. odorata* L. — лист (0); ***Vitaceae*** — побег (23); *Parthenocissus quinquifolia* Michx. (0) — стебель, стеблевой черенок с корешком; *Vitis vinifera* Marsh. (46) — каллус; ***Winteraceae:*** *Drimys winteri* J. R. Forst. & G. Forst. (0) — лист; ***Zygophyllaceae:*** *Peganum harmala* L. (10), *Zygophyllum rosowii* Bunge (B) — лист.

Liliopsida

Amaryllidaceae: *Cyrtanthus elatus* (Jacq.) Traub. (0) — утолщение гипокотиля; ***Araceae:*** *Calla palustris* L. (0) — лист зрелый, побег с корнем; *Arum italicum* Mill. (25) — плод; *Phoenix dactylifera* L., *P. roebelenii* O'Brien, *Washingtonia robusta* H.Wendl., *Chamaerops humilis* L., *Livistona australis* Mart., *L. chinensis* R. Br. — проросток (36); *Cocos nucifera* L. (67) — лист; ***Commelinaceae:*** *Zebrina pendula* Schnizl. (62) — железки на побеге и листьях; ***Melanthiaceae:*** *Colchicum sp.* (0) — лист; *C. autumnale* L. (27) — корень; ***Orchidaceae:*** *Dactylorhiza baltica* (Klinge) N. I. Orlova (Б), *Corallorhiza trifida* Chatel. (Б) — кончик корня; *Neottia nidus-avium* (L.) Rich — лист (Б), лепесток цветка (8), корень (Б); *Limodorum abortivum* (L.) Sw. (Б) — лист, корень; *Gudyera repens* (L.) R. Br, *Gymnodenia conopsea* (L.) R. Br, *Cypripedium macranthon* Sw., *Spiranthes gracilis* (Begl.) Beck — корень (Б); *Herminium monorchis* (L.) R. Br (Б) — корень, кора корня; *Phaius grandifolius* Lour. (15) — лист; ***Poaceae:*** *Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl. (B) — лист; *Zea mays* L. — лист (68), проросток (37); *Avena sativa* L. (37), *Hordeum vulgare* L., *Triticum sativum* Lam. (37), *T. vulgare* Vill. (18) — проросток.

Musci

Hylocomiaceae: *Hylocomium splendens* (Hewd.) BSG (14) — стеблевые листья.

Rhodophyta

Palmaria palmata (Linnaeus) Kuntze, *Halosaccion ramentaceum* (Linnaeus) J. Agardh — таллом (0).

Chlorophyta

Enteromorpha intestinalis (L.) Nees (0) — таллом.

Регенеранты из листьев *Drosera rotundifolia* получали по методике, описанной ранее (Иванова и др., 2005).

Фиксацию материала проводили по общепринятой методике 3%-м раствором глутаральдегида и 2%-м раствором четырехокиси осмия. Обезвоживание проводили серией растворов ацетона возрастающих концентраций. Материал заключали в смесь аралдита и эпона.

Ультратонкие срезы листьев *Aesculus hippocastanum*, *Alcea rhyticarpa*, *Betula nana*, *Loiseleuria procumbens*, *Pyracantha crenulata*, *Rosa rugosa*, *Umbellularia caliphornica* обрабатывали липазой (Lipase from wheat Germ, type I, Sigma), проназой (Pronase E from Streptomyces griseus, Serva) по существующей методике (Dashek et al., 1971). Кроме того, проводили выявление кремнезема (Stoermer et al., 1965; Жилин, Яковлева, 1994).

Изучение и фотографирование срезов проводили с помощью ТЭМ Tesla BS-500 и Hitachi 600.

Результаты и обсуждение

Типизация белковых включений в пластидах. В литературе неоднократно отмечается, что белковые включения в пластидах либо могут находиться непосредственно в строме, либо они ограничены мембраной (Васильев, Гамалей, 1975; Яковлева, 1990). Анализ полученных нами данных свидетельствует о том, что как в первом, так и во втором случаях белковые включения имеют одни и те же структурные формы: аморфную, кристаллическую (с модификациями) и фибриллярную (в виде накруток и выпрямленных фибрилл). При типизации в первую очередь были учтены структурная форма, затем положение (в строме или окружены мембраной). Определение структурной формы у разных видов проводили при одинаковых увеличениях ТЭМ — сначала при увеличении 12 000, затем при увеличении 20 000—30 000 для выявления разновидностей и модификаций.

У изученных видов в разных органах выявлены 4 основных типа отложения белка: гомогенные, кристаллические, фибриллярные и осмиофильные пластоглобулы с электронно-прозрачной полостью. Все перечисленные отложения встречаются непосредственно в строме пластид или ограничены мембраной.

1. Белковые включения гомогенной структуры. Описываемые отложения выглядят гомогенными при увеличениях ТЭМ 12 000, а при бóльших увеличениях их можно охарактеризовать как мелкозернистые (Колалите и др., 2005). Встречаются цельные гомогенные включения (табл. I, *1*) и разделенные на отдельные секторы (табл. I, *2*). Включения гомогенной структуры бывают окружены осмиофильными пластоглобулами (табл. I, *3*) или ограничены мембраной.

Гомогенные отложения белка, находящиеся в строме пластид, обнаруживаются в виде уплотнений (во всех клетках молодого листа *Mimosa pudica*, в паренхимных клетках флоэмы листа *Polygonum aviculare*, в паренхимных клетках ксилемы молодого и зрелого листьев *Acer platanoides*) или просветлений стромы (в паренхимных клетках ксилемы стебля *Quercus robur*). Отложения белка в строме пластид чаще обнаруживаются в паренхимных клетках проводящих пучков. Сходные отложения белка в виде уплотнений встречаются в микротелах (например, в мезофилле листьев *Podophyllum peltatum*, *Quercus robur*, *Betula pendula*, *Corylus avellana*, *Lunaria rediviva*, *Viola tricolor*, *V. odorata*, *Frangula alnus*, *Verbena officinalis*, в мезофилле молодых листьев *Morus alba*, *Aesculus hippocastanum*, в губчатой ткани листа *Angiopteris evecta*, в мезофилле листа и паренхимных клетках стебля и цветоноса *Capsella bursa-pastoris*, в паренхимных клетках цветоноса *Myosotis scorpioides* и в паренхимных клетках стебля *Phellodendron amurense*, *Hydrangea macrophylla*).

Гомогенные включения, ограниченные мембраной (табл. I, *4*, *5*), часто встречаются у покрытосеменных растений, особенно в эпидермальных клетках, реже в паренхимных клетках проводящих пучков. Наиболее в этом плане типичны представители семейств *Magnoliaceae*, *Ranunculaceae*, *Papaveraceae*, *Sterculiaceae*, *Moraceae*, *Urticaceae*, *Rosaceae*, *Araliaceae*, *Solanaceae*, *Boraginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Plantaginaceae*, *Lamiaceae* и, вероятно, *Asteraceae*. Подобные включения являются довольно крупными и обнаружены у 3 видов как с помощью светового микроскопа (Mikulska, 1959), так и с помощью ТЭМ (*Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura*, *Verbena officinalis*).

В литературе имеются данные об определении состава ограниченных мембраной белковых включений. По одним данным, аморфные включения состоят из липопротеина (Srivastava, 1966), по другим — в них аккумулируются нуклеиновые кислоты и белок (Marinos, 1967). При исследовании действия разных ферментов на эти включения было установлено, что только пепсин растворяет их (Ames, Pivorun, 1974).

Часто гомогенный белок, особенно ограниченный мембраной, бывает электронно-плотным. Кроме включений электронно-плотными могут быть строма всей пластиды или полости тилакоидов. Так, у короткодневных растений, помещенных в условия длительного освещения, в полостях тилакоидов находится электронно-плотное содержимое и белковые включения имеют высокую электронную плотность. Когда растение переводили на короткий день, растение переходило в стадию цветения, и электронно-плотное вещество из тилакоидов исчезало, а электронная плотность белковых включений значительно снижалась (Данилова, Кашина, 1999). Тилакоиды с электронно-плотным веществом были определены как модифицированные, т. е. мембраны имеют обратный контраст (Кашина и др., 1981).

Согласно нашим наблюдениям, электронная плотность белковых включений и обратный контраст мембран чаще встречаются у видов, содержащих значительные количества кумаринов. Этому наблюдению не противоречат и имеющиеся в литературе данные о том, что белковые тела в хлоропластах молодых листьев табака состоят только из белков или белков в комплексе с липидами или фенольными веществами (Hurkman, Kennedy, 1977). Из хлоропластов были выделены ферменты, катализирующие начальные стадии биосинтеза кумаринов, которые связаны с мембранами (Гудвин, Мерсер, 1986). Следует отметить, что пластиды с модифицированными тилакоидами и белковыми телами в основном встречаются в клетках эпидермы листьев. Приведем некоторые примеры. Электронно-плотные белковые включения и полости тилакоидов встречены нами в эпидерме листьев *Plantago media*, *Salix alba*, *Urtica dioica*, *Arbutus andrachne*, *Viburnum opulus*; в листьях у этих видов, согласно литературным данным, имеются кумарины (Растительные.., 1985, 1986, 1990). В пластидах эпидермы листьев *Polygonum aviculare*, *Ranunculus repens*, *Trollius europaeus*, *Convolvulus arvensis* также обнаружены электронно-плотные включения. Кумарины у этих видов отмечаются в надземной части (Растительные.., 1985, 1990), что в общем соответствует обнаруженной нами закономерности. У *Nepeta cataria* электронно-плотные белковые включения отмечаются в пластидах клеток головки железистого волоска (Колалите, 1994; Kolalite, 1998), кумарины у этого вида отмечены в надземной части (Растительные.., 1991). В клетках коры стебля *Fraxinus americana* также отмечаются пластиды с электронно-плотными включениями (Srivastava, 1966), в стебле этого вида имеются кумарины (Пименов, 1971).

При определенных условиях (затенение, повышенная влажность) на периферии стромы хлоропластов с центрально расположенным гомогенным белковым включением у *Acer platanoides* (включение не ограничено мембраной) и *Urtica dioica* (включение ограничено мембраной) откладываются крахмальные зерна. В этом случае пластиды с включениями напоминают хлоропласты водорослей (Яковлева, 1988), для которых характерны пиреноиды. Как правило, пиреноид — это плотное образование белковой природы, окруженное обкладкой из полисахаридов (Dodge, 1973; Седова, 1977; Гавриленко и др., 1986). В литературе имеются отдельные упоминания о наличии пиреноидов у мохообразных (Гавриленко и др., 1986) и высших растений (Whatley, 1985). У большинства водорослей преобладают пиреноиды, не отграниченные мембраной от стромы хлоропласта. У некоторых видов водорослей, относящихся к классам хризофитовые, гаптофитовые и динофитовые, пиреноиды могут быть окружены мембраной (Dodge, 1973, 1975; Gayral, Fresnel, 1983; Гавриленко и др., 1986). По некоторым данным, пиреноид является депо фотосинтетических ферментов, в том числе рибулезобисфосфаткарбоксилазы (Рубиско) (Владимирова и др., 1982; Гавриленко и др., 1986; Morita et al., 1999; Thyssen et al., 2003). Существует противоположное мнение, что пиреноид является пулом активно работающего фермента, а, возможно, и центром его биосинтеза. Это подтверждается тем, что при репрессии белоксинтезирующей системы хлоропласта снижается количество Рубиско и пиреноид исчезает (Владимирова и др., 1982). Считается, что в ходе эволюции происходит рассредоточение фермента и у высших растений Рубиско является типичным стромальным белком (Владимирова и др., 1982; Гавриленко и др., 1986), и пиреноиды у них не обнаруживаются. Однако белковые включения, похожие на пиреноиды водорослей, по нашим данным, присутствуют у высших растений в эпидерме и клетках проводящей системы — наиболее древних по своему происхождению тканях (Раздорский, 1949). Эпидерма, в которой мы чаще всего встречали белоксодержащие пластиды, считается периферической водозапасающей тканью (Haberlandt, 1924; Napp-Zinn, 1973). Виды с белковыми включениями такого типа в пластидах предпочитают влажные места обитания (например, виды родов *Annona*, *Ranunculus*, *Mimosa* и др.). Часто пластиды с белком имеются в эпидерме высших водных растений (Valanne et al., 1982; Милашвили, Гамалей, 1985а; Кравкина, Мирославов, 1984). Пластиды с пиреноидообразными структурами встречаются в водоносных клетках некоторых суккулентов (Милашвили, Гамалей, 1985б).

2. Кристаллические белковые включения очень часто встречаются у покрытосеменных растений в пластидах клеток околопучковой паренхимы. Кристаллические включения бывают решетчатыми или зернистыми по структуре (Васильев, Гамалей, 1975). Встречаются решетчатые включения полигональной, прямоугольной, треугольной и неопределенной формы. Включения, описанные как кристаллоиды (Behnke, 1975a, b, c), по нашей классификации являются решетчатыми включениями полигональной формы. Зернистые включения неопределенной формы в литературе считаются фитоферритином (Amelunxen et al., 1970; Bong, 1970; Catesson, 1966, и др.). Они отнесены к группе кристаллических включений, поскольку у представителей сем. *Brassicaceae* мы встретили ряд последовательных переходов от решетчатой структуры к зернистой. Следует отметить, что зернистые включения довольно мелкие и обнаруживаются только при помощи ТЭМ. Решетчатые включения по структуре можно разделить на мелкотубулярные и крупнотубулярные, как и в микротелах (Грубан, Рехцигл, 1972). К крупнополитубулярным включениям, по нашему мнению, можно отнести классические отложения фитоферритина, найденные нами в пластидах листьев, черешков, стеблей, цветоносов, рыльца.

У изученных нами видов покрытосеменных растений чаще всего отмечаются зернистые (аморфные) включения, находящиеся в строме (табл. II, *1, 2*), которые считаются фитоферритином (Schnepf, 1960; Hyde et al., 1963; Catesson, 1966; Srivastava, 1966; Robards, Humpherson, 1967; Gunning et al., 1968; Robards, Robinson, 1968; Amelunxen et al., 1970; Bong, 1970; Deschamps, 1970; Maramorosch, Hirumi, 1973; Васильев, 1977; Prego et al., 1998). Они чаще встречаются в клетках околопучковой паренхимы, реже в клетках верхней эпидермы, в основном над проводящим пучком. В этом плане выделяются представители семейств *Brassicaceae*, *Ericaceae*, *Linaceae*, *Salicaceae*, *Fabaceae*, *Rutaceae*, *Malvaceae*.

Решетчатые кристаллы как ограниченные мембраной (табл. II, *3*) (например, в клетках эпидермы *Tilia cordata* и мезофилла *Amaranthus blitoides*, *Climacoptera transoxana*, *Salsola pestifer*, *Spinacia oleracea*), так и в строме пластид (*Stangeria eriopus*, *Amaranthus retroflexus*, *Salsola richteri*, *S. australis*, *Kochia prostrata*, *Haloxylon aphyllum*, *H. persicum*, *Anabasis salsa*) довольно широко распространены у растений. В хлоропластах клеток мезофилла включения в кристаллической форме в основном обнаружены у видов с C_4-типом метаболизма (*Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae*, *Poaceae*) и у отдельных представителей других семейств (*Apocynaceae*, *Aquifoliaceae*, *Fabaceae*, *Malvaceae*, *Rutaceae*, *Sterculiaceae*, *Violaceae*, *Oxalidaceae*, *Orchidaceae*). Считалось, что решетчатые кристаллы в пластидах клеток мезофилла листа *Spinacia oleracea* (Sprey, Leatsch, 1975, 1976; Sprey, 1976; Sprey, Lambert, 1977) представляют собой депо Рубиско. В дальнейшем было показано, что интратилакоидные включения в хлоропластах листьев *Spinacia oleracea* (Shojima et al., 1987) и *Amaranthus viridis L.* (Ueno, 2001) не содержат Рубиско.

Решетчатые кристаллы в виде скоплений выявляются в строме пластид клеток эпидермы листьев *Colchicum* sp. Сходные образования отмечены в строме пластид корневой меристемы *Colchicum autumnale* L. (Burgess, 1970). В строме хлоропластов листа *Salix* sp. «Aquatica gigantea» при поступлении воды в клетки после продолжительного водного стресса начинают выявляться кристаллические структуры (Vapaavauri, Nurmi, 1982; Vapaavauri et al., Nurmi, 1984; Vapaavauri, 1985).

Часто решетчатые кристаллы обнаруживаются в пероксисомах (например, в зрелых листьях *Eupomatia laurina*, *Tilia begoniifolia*, *Calistegia* sp., *Artemisia arctica*, *Acer platanoides*, *Achillea millefolium*, *Antennaria dioica*; в молодых листьях *Chamerion angustifolium*; в листе и черешке *Tussilago farfara*; в листе и стебле *Viscum album*; в корневище *Taraxacum officinale*; в молодом плоде *Urtica dioica*).

3. Фибриллярные включения. Подобные включения делятся на протяженные и мембранные накрутки, о чем свидетельствуют и литературные данные (Behnke, 1975a-c). Фибриллярный белок в пластидах ситовидных элементов встречается в двух видах: неоформленные, или неправильные (irregular), и организованные в кольца пучки. Протяженные включения обнаружены как в виде простых фибрилл (табл. II, *4*), так и в виде геликоидной структуры (табл. I, *5*). У изученных видов фибриллярные включения в пластидах отмечаются довольно редко. Судя по литературным данным (Васильев, Гамалей, 1975), фибриллярные кристаллы чаще встречаются в ядрах или цитоплазме. В изученном нами материале белок в ядрах паренхимных клеток обнаружен у *Averrhoa carambola*, *Rauvolfia caffra*, *Veronica chamaedris*.

Фибриллы в пластидах напоминают отложения пигментов в каротиноидопластах (Матиенко, Чебану, 1973). Имеются сообщения, что каротиноиды могут накапливаться в пластидах в виде таких структур, как глобулы, мембраны, фибриллы, кристаллы, тубуляры. При этом фибриллярный компонент в хлоропластах перца содержит каротиноиды, галактолипиды, фосфолипиды и фибриллин (Bartley, Scolnik, 1995).

Ламеллярные включения (мембранные накрутки). Особенностью мембранных накруток является парность мембран и их замкнутость. Накрутки, описываемые нами, располагаются в строме пластид и не связаны с тилакоидной системой. Некоторые исследователи считают, что концентрические тела пластид представляют собой видоизмененный тилакоид или систему тилакоидов (Матиенко и др., 1977). Мембранные накрутки в нашем случае встречаются в пластидах наряду с осмиофильными пластоглобулами. Наблюдается ряд переходов от пластоглобул к накруткам и наоборот (*Trochodendron aralioides*). В пластидах клеток таллома красных водорослей осмиофильные пластоглобулы при более внимательном их рассмотрении оказались состоящими из концентрически расположенных мембран, которые не являются тилакоидами стромы. Мембранные накрутки обнаружены в цитоплазме синезеленых водорослей (Громов, 1976), в пластидах бурых и зеленых водорослей (Hori, Ueda, 1967; Hori, 1972, 1974; Turner, Friedmann, 1974), сосудистых растений (корневище *Psilotum triquetrum*) и ряда примитивных покрытосеменных (*Drimys winteri*, *Trochodendron aralioides* — табл. II, *5*; *Annona reticulata*), а также у ископаемого цветкового *Eucommia palaeoulmoides* (Жилин, Яковлева, 1994; Yakovleva, Zhilin, 1995).

Мембранные накрутки широко распространены у покрытосеменных (двудольных) растений. Кроме хлоропластов, у исследованных нами видов они часто встречаются в митохондриях (например, *Persea gratissima*, *Caltha palustris*, *Ranunculus ficaria*, *Ranunculus sceleratus*, *Betula pendula* — стебель, *Fragaria vesca*, *Padus avium*, *Rosa rugosa*, *Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*, *Myosotis sparsiflora*, *Arabidopsis thaliana*, *Bunias orientalis*, *Cakile maritima*, *Capsella bursa-pastoris*, *Calystegia sepium*, *Empetrum nigrum* и др.), периплазматическом пространстве (например, *Myosotis scorpioides*, *Plantago major*, *Viburnum opulus*, *Viola tricolor*, *Antennaria dioica*, *Podophyllum peltatum*), вакуолях (например, *Podophyllum peltatum*, *Betula pendula*, *Alnus glutinosa*, *Corylus avellana*, *Myosotis scorpioides*, *M. sparsiflora*, *M. sylvatica*, *Symphytum officinale*, *Arabidopsis thaliana*, *Armoracia rusticana*, *Barbarea arcuata*, *Bunias orientalis*, *Capsella bursa-pastoris*, *Lonicera xylosteum*, *Hypericum perforatum*, *Cornus mas*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Quercus robur* и др.). Митохондрии с мембранными накрутками имеют своеобразный серповидный облик и часто располагаются вдоль вакуолей (Яковлева, 1990). Нами обнаружено, что в тех случаях, когда накрутки имеются в пластидах, их нет в митохондриях и наоборот. В некоторых случаях на мембранных накрутках вакуолей локализуется кислая фосфатаза (Stewart, Pitt, 1977; Swanson, Floyd, 1979). Считается, что фосфатазы имеют широкую специфичность и действуют сразу на многие соединения, обладающие рядом общих структурных свойств. Фосфатазы гидролизуют различные эфиры фосфорной кислоты и могут концентрироваться в различных органеллах клетки (митохондриях, диктиосомах, ЭР, вакуолях и клеточных стенках) (Ленинджер, 1974; Charvat, Esau, 1975; Курсанов, 1976; Henry, Steer, 1985; Barlow, Triemer, 1986). В литературе отмечается, что концентрические структуры часто образуются при гипоксии (Матиенко и др., 1977). Можно лишь предположить, что при гипоксии происходит активное перераспределение фосфора при участии фосфатаз.

4. Осмиофильные пластоглобулы, имеющие электронно-прозрачную полость. Осмиофильные глобулы (табл. II, *6*) обычно небольшого размера и часто на границе со стромой имеют электронно-прозрачную полость, которая отграничена от стромы хлоропласта мембраной (Яковлева, 1990; Пясяцкене и др., 1991). Осмиофильные пластоглобулы в основном распространены в пластидах мезофилла и эпидермы, например, у видов *Viola* и *Salix*.

Цитохимические исследования (обработка проназой) показали, что электронно-плотные пластоглобулы содержат в своем составе белок (Яковлева, 1990) и не растворяются липазой.

Кроме осмиофильных пластоглобул с электронно-прозрачной полостью в пластидах исследованных нами видов обнаружены светлые пластоглобулы с осмиофильным внешним слоем, достигающие у некоторых видов крупных размеров (*Erica arborea*, *Theobroma cacao* и др.). Светлые пластоглобулы с осмиофильным внешним слоем можно разделить на крупные и более мелкие глобулы, располагающиеся свободно в строме пластиды. Крупные глобулы обычно бывают окружены тилакоидами и гранами. Такие пластоглобулы, по нашим данным, не растворяются ни липазой (тип 1), ни проназой. В пластидах мезофилла они встречаются довольно часто (например, у *Castanea sativa*, *Alectryon excelsum*, *Umbellularia californica*, *Cinnamomum pedunculatum*, *Laurus canariensis* и др). Крупные пластоглобулы, согласно литературным данным, встречаются и у представителей сем. *Solanaceae* (Harris, Schaefer, 1981). Авторы называют такие пластоглобулы пластосомами и отмечают, что они часто контактируют с тилакоидной системой.

Мелкие пластоглобулы с осмиофильной каемкой располагаются свободно в строме пластид и не контактируют с тилакоидной системой (табл. II, *6*). У некоторых видов (например, у представителей рода *Acer*) в хлоропластах одновременно присутствуют осмиофильные пластоглобулы с полостью и пластоглобулы с осмиофильным внешним слоем. У *Erica arborea* в пластидах эпидермы молодых растущих листьев имеются осмиофильные пластоглобулы с полостью, а в пластидах зрелых листьев — светлые пластоглобулы с осмиофильным внешним слоем. У *Quercus robur*, *Corylus avellana*, *Rosa rugosa* весной и осенью в хлоропластах мезофилла встречаются осмиофильные пластоглобулы с полостью, а летом — светлые пластоглобулы с осмиофильным внешним слоем. Наличие белка в обоих типах включений было показано цитохимически. При действии проназой в хлоропластах *Salix glauca*, *Aesculus hippocastanum* растворяются осмиофильные пластоглобулы, имеющие электронно-прозрачную полость (табл. II, *6*), а у *Acer pseudoplatanus* — светлые глобулы с осмиофильной каемкой (Яковлева, 1990). Согласно полученным нами данным, можно предположить, что осмиофильные пластоглобулы с электронно-прозрачной полостью и светлые пластоглобулы с осмиофильной каемкой являются формами отложения белка в пластидах в разные периоды вегетации растений.

Зернистые отложения. Помимо описанных четырех видов белковых включений в пластидах встречаются особые зернистые отложения. Они отличаются от кристаллических зернистых (гомогенных) более рыхлым расположением зерен и их размерами; растворяются после обработки плавиковой кислотой и представляют собой отложения кремнезема. Эти включения встречаются и свободно в строме и бывают ограничены мембраной (табл. II, *7*).

Распределение белковых включений и белоксодержащих пластид. Как показали наши исследования, в одной пластиде обычно имеются белковые отложения только одного типа. Однако существуют и исключения. У некоторых видов разные типы отложения белка могут встречаться одновременно в одной пластиде (по нашим данным, например, в листьях *Annona reticulata*, *Monodora tenuifolia*, *Calycanthus occidentalis*; по данным Newcomb (1967) — в корне *Phaseolus vulgaris*).

Согласно полученным нами результатам и имеющимся в литературе данным, белковые включения по-разному локализуются в молодых растущих и зрелых листьях. Если в растущих листьях *Mimosa pudica* белковые включения имеются во всех пластидах всех клеток, то в зрелых листьях белок обнаруживается только в пластидах эпидермы (Яковлева, 1990) и ситовидных элементов (Behnke, Pop, 1981). У ряда изученных видов пластиды с белком имеются в эпидерме начиная уже с ранних этапов развития листовой пластинки (например, *Tilia cordata*, *T. platyphillos*, *Theobroma cacao*). В зрелых же листьях белок в пластидах у одних видов остается во всех клетках эпидермы, а у других сохраняется в клетках только над проводящим пучком (Яковлева, 1990). У *Antiaris toxicaria* в клетках верхней эпидермы растущих листьев кристаллы белка имеются в цитоплазме и отсутствуют в пластидах. После завершения формирования слизевых вместилищ белок из цитоплазмы этих клеток исчезает и в незначительных количествах появляется в строме пластид (Яковлева, 1990). В пластидах верхней эпидермы растущих листьев *Erica arborea* присутствуют осмиофильные пластоглобулы с электронно-прозрачной полостью, а в пластидах зрелых листьев этой же ткани — светлые пластоглобулы с электронно-плотным ободком. У *Nicotiana* в пластидах растущих листьев белок то пропадает, то появляется вновь (Stetler, Leatsch, 1969; Hurkman, Kennedy, 1977; Harris, Schaefer, 1981).

Проведенные исследования показывают, что белоксодержащие пластиды обычно встречаются в покровных тканях и их производных (секреторных структурах), в паренхимных клетках проводящей системы, в ситовидных элементах и в структурах, связанных с оплодотворением. Часто пластиды встречаются в клетках одной ткани. Так, у 75 из 326 исследованных видов белоксодержащие пластиды обнаружены только в клетках эпидермы, у 53 видов — в клетках проводящего пучка, у 36 видов — в эпидерме и в паренхимных клетках проводящего пучка и только у 29 видов — в хлоропластах мезофилла листьев. Приведенные данные характеризуют распределение аморфных, кристаллических и фибриллярных белковых включений в тканях и органах высших растений. В частности, у представителей семейств *Ranunculaceae*, *Malvaceae*, *Moraceae*, *Boraginaceae* пластиды с белковыми включениями обнаруживаются преимущественно в верхней эпидерме. В то же время есть виды, у которых пластиды с белком имеются как в верхней, так и в нижней эпидермах (например, *Magnolia acuminata*, *Annona reticulata*) или только в нижней эпидерме (например, *Laurus canariensis*, *Urtica dioica*). Белоксодержащие пластиды часто обнаруживаются в секреторных структурах, например в эпителиальных клетках секреторных ходов представителей сем. *Araliaceae* (Kolalite et al., 2003; Колалите и др., 2005). В перикарпии *Carum carvi* L. находятся секреторные каналы двух типов: плоские и округлые. Только в эпителиальных клетках округлых каналов обнаружены лейкопласты с белковыми включениями, окруженными липидными пластоглобулами. В секреторных клетках каналов другого типа белковые включения в лейкопластах отсутствуют (Ivanova, Kolalite, 2005). У видов, относящихся к семействам *Magnoliaceae*, *Annonaceae* и *Lauruceae* (например, у *Magnolia acuminata*, *Annona reticulata*, *Laurus canariensis*), пластиды с белковыми включениями встречаются в клетках эпидермы и пучка. Пластиды с осмиофильными пластоглобулами чаще встречаются в клетках мезофилла, у 33 видов другие типы белковых включений не встречаются. У представителей семейств *Brassicasceae*, *Ericaceae*, *Linaceae* белоксодержищие пластиды чаще обнаруживаются в клетках околопучковой паренхимы ксилемных и флоэмных групп. Следует отметить, что кристаллический и фибриллярный белок в строме (Behnke, 1975a-c) часто встречается в ситовидных элементах. При сопоставлении с литературными данными обнаружено, что в пластидах ситовидных элементов отсутствуют отложения белка, окруженные мембраной, а преимущественно отмечаются белковые включения в строме.

В разных органах растений одного вида обычно содержится сходный тип отложений белка в пластидах. Например, у *Myosotis scorpioides*, *M. sparsiflora, M. sylvatica* и *Arabidopsis thaliana* обнаружены пластиды со сходными отложениями белка в эпидерме листа, цветоноса и завязи, у *Plantago major* — в листе и завязи, у *Urtica dioica* — в листе, стебле, лепестках цветка и перикарпии. Белоксодержащие пластиды обнаруживаются в покровных тканях зародыша и листа у *Linum austriacum*, *L. perenne*, *Papaver gorodcovii*. У *Podophyllum peltatum* в листе белоксодержащие пластиды имеются в эпидерме, а в корневище — в клетках околопучковой паренхимы. В то же время на протяжении одного органа (например, корня) тип и форма отложений могут изменяться. Так, у *Hipopitys monotropa* на отрезке от кончика корня в 2 мм длиной белковые пластиды обнаружены во флоэмной группе, но с продвижением от кончика включения становились аморфными в строме, затем — окруженными мембраной и, наконец, фибриллярными, окруженными мембраной. У *Corallorhiza trifida*, например, в пластидах паренхимных клеток флоэмной группы корневища обнаружена аморфная форма белка, окруженная мембраной, а в пластидах ситовидных элементов — кристаллическая в строме.

У видов из разных семейств в пластидах обнаруживаются отложения белка одного типа. Так, например, у представителей семейств *Ericaceae* и *Violaceae* довольно стабильно в пластидах мезофилла встречаются осмиофильные пластоглобулы с полостью. При этом у исследованных представителей обоих семейств встречаются кристаллические включения. У видов сем. *Violaceae* — в пластидах мезофилла (*Viola hirta*), эпидермы (*Viola arvensis*, *V. riviniana*) или клеток околопучковой паренхимы (*Viola cornuta*); у представителей сем. *Ericaceae* — в пластидах клеток околопучковой паренхимы черешка (*Erica arborea*) и цветоноса (*Vaccinium uliginosum*) (Yakovlev, Yakovleva, 2005). Представители семейств *Magnoliaceae*, *Tiliaceae*, *Rosaceae*, *Aceraceae* сходны тем, что в пластидах мезофилла листьев у них встречаются осмиофильные пластоглобулы и светлые глобулы с осмиофильной каемкой. В пластидах эпидермы видов этой группы часто встречается белок, окруженный мембраной. Однако у *Tilia* — это кристаллический белок, у представителей *Magnoliaceae* и *Rosaceae* в эпидерме и паренхимных клетках проводящего пучка аморфная форма, у *Acer* — аморфная форма только в паренхимных клетках проводящего пучка.

Как уже упоминалось, установлены две группы растений: у одних в ситовидных элементах (СЭ) побегов встречаются пластиды с белковыми отложениями (P-пластиды), у других — только с крахмалом (S-пластиды) (Behnke, 1971, 1974, 1991). Имеются и промежуточные виды, у которых в пластидах СЭ одновременно находятся и белок, и крахмал. У ряда видов для исследования брались стебли, черешки, цветоносы, а также листья. В дальнейших своих исследованиях Behnke ограничивался изучением СЭ только апексов побегов. В результате исследований он пришел к выводу, что P- или S-пластиды характерны для СЭ всех органов конкретно каждого вида.

В процессе изучения белоксодержащих пластид нами обнаружены некоторые отклонения от этого положения. Например, у *Betula pendula* и *Sorbus aucuparia* в СЭ стеблей обнаружены белоксодержащие пластиды. По данным Behnke (1981a, 1991), эти виды относятся к семействам, в которых отсутствуют виды с белковыми пластидами в ситовидных элементах. У *Liriodendron chinense*, у которого были отмечены S-пластиды в СЭ побега, белоксодержащие пластиды найдены нами в СЭ черешка. У этого же вида белоксодержащие пластиды имеются в паренхимных клетках флоэмной группы черешка и листа, в эпидермальных клетках листа, черешка и лодикулы. У *Liriodendron tulipifera* белоксодержащие пластиды, по нашим данным, находятся в паренхимных клетках флоэмной группы листа, а в побеге (Behnke, 1988) они находятся в СЭ. Аналогичная картина отмечается и у *Gleditschia triacanthos*. То же можно сказать и о *Sorbus aucuparia*: в стебле белоксодержащие пластиды находятся в СЭ, а в листе — в паренхимных клетках флоэмной группы. Во всех приведенных примерах наблюдается как бы перемещение белоксодержащих пластид из СЭ в паренхимные клетки флоэмной группы. Здесь, вероятно, следует сделать вывод о том, что белоксодержащие пластиды у некоторых, а, возможно, и у многих видов могут находиться в СЭ только одного органа.

Взаимоотношения белоксодержащих пластид с другими структурами и процессами. Как уже упоминалось ранее, белоксодержащие пластиды часто встречаются у видов, имеющих слизепроизводящие клетки. При этом обнаруживаются некоторые закономерности. Нами установлено, что если слизепроизводящие клетки находятся в верхней эпидерме листьев, то и белоксодержащие пластиды обнаруживаются в верхней эпидерме этих же листьев (*Aconitum napellus*, *Chelidonium majus*, *Papaver gorodcovii*, *P. pulvinatum*, *Quercus robur*, *Betula pendula*, *Corylus avellana*, *Viola arvensis*, *V. riviniana*, *Salix alba*, *Tilia begonifolia*, *T. cordata*, *T. platyphyllos*, *Dombeya dregeana*, *D. wallichii*, *Sterculia setigera*, *Pachira aquatica*, *Alcea rosea*, *Hibiscus elatus*, *Malvaviscus arboreus*, *Thespesia populnea*, *Ulmus carpinifolia*, *U. glabra* f. *pendula*, *U. laevis*, *Antiaris toxicaria*, *Morus alba*, *Sophora japonica*, *Mimosa pudica*, *Acacia implexa*, *Pyracantha crenulata*, *Potentilla erecta*, *Laurocerasus officinalis*, *Rauvolfia canescens*) или в клетках окологососудистой паренхимы листьев (*Michelia figo*, *Annona reticulata*, *Monodora tenuifolia*, *Umbellularia californica*, *Caltha palustre*, *Drosera rotundifolia*, *Vaccinium myrtillus*, *Sorbus aucuparia*, *Leucaena leucocephala*, *Acer platanoides*, *Linum austriacum*), черешков (*Erica arborea*, *E. canaliculata*, *Acer platanoides*, *Aesculus hippocastanus*) или стеблей (*Quercus robur*, *Tilia platyphyllos*, *Sorbus aucuparia*, *Phellodendron amurense*, *Frangula alnus*).

Наоборот, если слизепроизводящие клетки находятся в экзотесте, то белоксодержащие пластиды находятся в паренхимных клетках флоэмной группы проводящего пучка листа (*Ternstroemia gymnantera*, *Oxycoccus palustris*, *Armoracia rusticana*, *Cakile maritima*, *Capsella bursa-pastoris*, *Lunaria rediviva*, *Crataegus curvisepala*, *Sorbus aucuparia*, *Ilex aquifolium*, *Eucommia ulmoides*, *Solanum tuberosum*, *Veronica chamaedris*, *Plantago major*, *P. media*) или цветоноса (*Arabidopsis thaliana*, *Capsella bursa-pastoris*). У видов, стоящих на более низких ступенях по отношению к выше перечисленным видам, белоксодержащие пластиды также находятся в паренхимных клетках флоэмной группы проводящего пучка (представители семейств *Magnoliaceae*, *Annonaceae*, *Lauraceae*, *Simmondsiaceae*) или в самом ситовидном элементе (представители семейств *Degeneriaceae*, *Annonaceae*, *Myristicaceae*, *Aristolochiaceae*, *Monimiaceae*, *Calycanthaceae*), но слизепроизводящими клетками являются ситовидные элементы с перламутровыми утолщениями. Обнаруженные закономерности проверены нами с обратной стороны. При наличии слизепроизводящих клеток в соответствующих структурах были найдены и белоксодержащие пластиды (Яковлева, 1993).

У представителей семейств *Ericaceae* и *Linaceae* более подробно изучена обнаруженная закономерность. Так, у *Erica arborea* и *E. canaliculata* со слизесодержащими клетками в эпидерме листьев белоксодержащие пластиды обнаружены в паренхимных клетках ксилемной группы черешка листа. В листьях и стеблях они отсутствовали. У *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus* и *Oxycoccus palustris* со слизесодержащими клетками в экзотесте белоксодержащие пластиды были обнаружены в паренхимных клетках флоэмной группы листа и цветоноса. У *Vaccinium myrtillus* белоксодержащие пластиды обнаружены и в клетках ксилемной группы листа. У этого вида имеются слизевыводящие клетки в мезофилле листьев. Исследованные виды данного семейства не различаются по ультраструктуре белковых включений в пластидах. Аналогичная связь прослеживается у видов *Linum*. У всех исследованных видов в экзотесте имеются слизепроизводящие клетки (Светлова, 2005; Светлова, Яковлева, 2006). Белоксодержащие пластиды встречены у *Linum flavum*, *L. austriacum* и *L. perenne* во флоэмной группе побега и цветоноса, а у *L. austriacum* — и в листе в клетках флоэмой и ксилемной групп. У последнего вида слизепроизводящие клетки имеются и в эпидерме листа.

У ряда видов слизепроизводящие клетки имелись в листе (например, *Acer pseudoplatanus*, *A. campestre*, *Ilex vomitoria*, *Alectryon excelsum*, *Poinciana regia*, *Crataegus monogyna*, *Comarum palustre*, *Agrimonia eupatoria*, *Brachychiton discolor*), но белоксодержащие пластиды в листьях не были обнаружены. То же можно сказать о видах, у которых слизепроизводящие клетки находятся в экзотесте (*Acer campestre*, *Viola arvensis*, *V. tricolor*, *Carica papaya*, *Arabis caucasica*, *Barbarea arcuata*, *Cardamine pratensis*, *Helianthemum nummularium*, *Althaea officinalis*, *Oxalis acetosella*). Это говорит о том, что в первом случае белоксодержащие пластиды надо искать в черешке или стебле, а во втором — в цветоносе.

Следует отметить, что у ряда видов были обнаружены белоксодержащие пластиды, но слизепроизводящих клеток у них не отмечается. К этим видам относятся *Phlomis fruticosa*, *Caltha palustris*, *Padus avium*, *Populus tremula*, *P. trichocarpa*, *P. balsamifera*, *Trochodendron aralioides*. Это, казалось бы, опровергает обнаруженные нами закономерности, что локализация белоксодержащих пластид указывает на местоположение слизепроизводящих клеток. Однако наши дальнейшие изыскания показали, что у перечисленных видов вместо слизепроизводящих клеток в эпидерме листьев имеются внецветковые нектарники, которые у разных видов располагаются на верхней или на нижней поверхности листьев у основания листьев или на черешке (Zimmermann, 1932). Данное явление можно интерпретировать следующим образом: все виды, имеющие в своих органах белоксодержащие пластиды, производят на определенных этапах своего развития излишки сахаров, которые откладываются в виде слизи или выводятся из растения в виде нектара.

Нами обнаружено также, что белоксодержащие пластиды часто встречаются в растениях, листья которых обладают способностью к регенерации (Hagemann, 1932; Юсуфов, Абдуллаева, 1967; Юсуфов, 1988). У просмотренных нами в этой связи листьев *Begonia rex*, *Cardamine pratensis*, *Drosera rotundifolia*, *Ilex aquifolium*, *Lunaria rediviva*, *Populus balsamifera*, *P. tremula*, *P. trichocarpa*, *Thea sinensis*, *Viola cornuta* обнаружен фитоферритин в пластидах паренхимных клеток ксилемы. У *Viola odorata*, у которой листья не регенерируют, фитоферритин не был обнаружен в листьях. У *P. trichocarpa* фитоферритин в пластидах отмечен только в листовой пластинке и его не было в черешке. У представителей рода *Linum* (Bain, 1940; Навашин, Макушенко, 1956; Биохимия.., 1968) после декапитации проростков в удлиненных клетках эпидермы гипокотиля начинаются активные деления, в результате чего происходит восстановление проростка. В отдельных клетках эпидермы и гиподермы гипокотиля *Linum perenne* нами найдены пластиды, содержащие фитоферритин. Для *Drosera rotundifolia* характерно развитие дочерних растеньиц на центральной жилке листа. У растений, выращенных в культуре, найдены пластиды с фитоферритином в паренхимных клетках ксилемной группы в местах прикрепления детки к материнскому растению (Yakovleva et al., 2006). По мнению большинства исследователей, ферритин является формой запасания железа, которое при необходимости расходуется для синтеза железосодержащих ферментов (Theil, Briat, 2004). Ферритин накапливается при заражении растений вирусами и микоплазмой (Wildman, Hunt, 1976) на начальных этапах формирования клубеньков (Ko et al., 1987), и его количество уменьшается, когда начинает синтезироваться леггемоглобин и нитрогеназа (Bergersen, 1963). Содержание фитоферритина увеличивается при дедифференцировке клеток во время образовании каллусов и уменьшается при органогенезе (McLean et al., 1999; Dahleen, Bregitzer, 2002).

У *Laurus canariensis*, *Anchusa officinalis*, *Urtica dioica*, *Citrus limon*, *Veronica chamaedris* в листьях, также способных к регенерации, были обнаружены гомогенные включения, окруженные мембраной. У *Plantago major* имелись фитоферритин и гомогенный белок, окруженный мембраной. Однако в отличие от предыдущих видов белоксодержащие пластиды находились в паренхимных клетках флоэмной группы или в клетках эпидермы. В литературе имеются данные (Hohl, 1961; Gee et al., 1967; Israel, Steward, 1967; Marinos, 1967; Lipetz, 1970; Ames, 1972; Matienco et al., 2004), что окруженные мембраной гомогенные включения встречаются в пластидах каллусов, полученных из листьев и гипокотилей следующих видов: *Solanum tuberosum*, *S. lycopersicon* (*Lycopersicon esculentum*), *Nicotiana tabacum*, *Datura stramonium*, *Helianthus annuus*, *Kalanchoe daigremontiana*, *Vitis vinifera*. Гомогенные включения, окруженные мембраной, обнаружены в эпидермальных клетках *Saintpaulia ionantha* (Finer, Smith, 1983). После помещения фрагментов листьев на твердую питательную среду первые деления происходили именно в эпидермальных клетках, причем объем включений в делящихся клетках уменьшался (Finer, Smith, 1983).

У ряда видов в листьях имелись белоксодержащие пластиды, но в литературе отмечается (Hagemann, 1932), что листья этих видов не способны к регенерации органов. Мы можем лишь предположить, что тормозящее действие в этих случаях оказывают кумарины, которые синтезируются в листьях этих растений. К ним относятся *Betula pendula*, *Convolvulus arvense*, *Capsella bursa-pastoris*, *Taraxacum officinale*, *Asarum europaeum*. Обычно кумарины рассматривают как ингибиторы роста, но их активность зависит от характера замещения. Кумарин подавляет рост отрезков колеоптилей пшеницы, овса, при индукции ИУК, а также рост проростков риса, золотистой фасоли, салата и клевера и прорастание семян, например салата (Гудвин, Мерсер, 1986).

Полученные нами результаты, возможно, указывают на то, что белоксодержащие пластиды (исключая пластиды с решетчатыми кристаллами и с осмиофильными пластоглобулами, имеющими электронно-прозрачную полость) являются маркерами тканей и органов, обладающих высокой способностью к каллусообразованию и регенерации (Yakovleva et al., 2006).

Согласно проведенным нами исследованиям, белоксодержащие пластиды обнаруживаются также у видов, содержащих в проводящей системе листьев или стеблей такие транспортные формы азота, как уреиды (аллантоин и аллантоиновая кислота), цитруллин, аргинин, пролин (Mothes, Engelbrecht, 1952; Bollard, 1957; Reuter, 1957; Mothes, 1961; Reinbothe, Mothes, 1962). К таким видам относятся *Annona cherimola*, *Calycanthus occidentalis*, *Persea americana*, *Ranunculus ficaria*, *Bougainvillea glabra*, *Chelidonium majus*, *Atriplex* sp., *Hammada leptoclada*, *Quercus robur*, *Alnus glutinosa*, *Corylus avellana*, *Salix alba*, *Ulmus glabra*, *Morus alba*, *Sorbus aucuparia*, *Pyracantha crenulata*, *Lupinus albus*, *Arachis hypogaea*, *Cicer arietinum*, *Robinia pseudacacia*, *Caragana arborescens*, *Galega officinalis*, *Albizzia lophantha*, *Trifolium pratense*, *Vigna unguiculata*, *Sophora japonica*, *Acer pseudo-platanus*, *A. platanoides*, *Aesculus hippicastanum*, *Phellodendron amurense*, *Vitis vinifera*, *Fraxinus excelsior*, *Calystegia sepium*, *Symphytum officinale*, *Plantago major*, *P. media*, *Leonotis leonurus*, *Tussilago farfara*. Практически у всех перечисленных видов в том или ином органе имеются слизепроизводящие клетки.

Уреиды, цитруллин, аргинин и пролин в проводящей системе растений характерны для видов, имеющих на корнях клубеньки с азотфиксирующими бактериями (*Frankia*, *Rhizobium*) и/или микоризу с грибами, производящими аллантоин и/или аллантоиновую кислоту (Брей, 1986). У ряда изученных нами видов (*Laurus canariensis*, *Liquidambar styraciflua*, *Carpinus betulus*, *Juglans regia*, *Corylus avellana*, *Acer campestre*, *Alnus glutinosa*, *Aesculus hippicastanum*, *Tilia cordata*) имелись или белоксодержащие пластиды, или в ксилемном соке листьев отмечалось наличие вышеперечисленных веществ — микроорганизмы у этих видов находятся на листьях в домациях (Sampson, McLean, 1965; Jakobs, 1966; Napp-Zinn, 1973).

Заключение

Белковые отложения в пластидах характеризуются относительно небольшим разнообразием. У изученых видов выявлены четыре основные формы отложения белка: гомогенные, кристаллические, фибриллярные, а также осмиофильные пластоглобулы с электронно-прозрачной полостью. Первые три формы могут находиться непосредственно в строме пластиды или быть ограничены мембраной. Сходные отложения белка обнаружены в пероксисомах (гомогенные и кристаллические), митохондриях (мембранные накрутки) и ядрах (фибриллярные), но в основном в тканях, где белоксодержащие пластиды не обнаружены. Осмиофильные пластоглобулы с электронно-прозрачной полостью являются переходными между ламеллярными включениями (мембранными накрутками) и мелкими светлыми пластоглобулами с осмиофильным внешним слоем и обнаруживаются в основном в пластидах клеток мезофилла.

Белоксодержащие пластиды встречаются преимущественно в покровных тканях и клетках проводящего пучка. Виды одного семейства характеризуются одним типом белковых отложений независимо от того, в каком органе они находятся. На этом основании белоксодержащие пластиды могут быть использованы как дополнительный диагностический признак. Кроме того, разное расположение белоксодержащих пластид относительно слизепроизводящих клеток может указывать на разные уровни специализации видов внутри одного рода. Например, слизепроизводящие клетки находятся в верхней эпидерме листьев, а белоксодержащие пластиды у разных видов — в верхней эпидерме или клетках околососудистой паренхимы листа или в паренхимных клетках ксилемы других органов (черешка или стебля). В данном случае менее специализированными будут виды, у которых белоксодержащие пластиды находятся в стебле и верхней эпидерме, а более специализированными — с белоксодержащими пластидами в черешке или в паренхимных клетках листа.

Из проведенного исследования следует, что сходные формы отложения белка в пластидах встречаются у видов, относящихся к неродственным между собой семействам. По нашему мнению, это говорит о том, что представители этих семейств имеют сходные характеристики, например взаимосвязь белоксодержащих пластид со слизепроизводящими клетками и внецветковыми нектарниками, которые, в свою очередь, связаны с наличием бактериального и грибного заражения корней и/или листьев у изученных видов. Многие из изученных нами видов имеют в семенной кожуре бактериальные и грибные клетки, которые, как мы полагаем, проникая в семена, «запасаются» там для активного участия в прорастании и дальнейшем развитии растений (Yakovleva, 2005).

Изменение морфологии белковых включений в пластидах может являться отражением физиологических процессов в клетках. Например, светлые и электронно-плотные гомогенные включения у короткодневных растений; изменения за вегетационный период пластоглобул с электронно-прозрачной полостью в светлые пластоглобулы с электронно-плотной поверхностью и обратно. В то же время гомогенные включения и отложения фитоферретина могут являться маркерами тканей, наиболее способных к каллусообразованию и регенерации.

Благодарности

Авторы выражают благодарность за предоставленный материал Е. В. Вознесенской, А. А. Светловой, Л. С. Буболо, Н. Н. Арнаутову, Е. М. Арнаутовой. А. В. Разумовской, Д. Р. Баташеву и Л. М. Ротенфельд — за помощь в подготовке иллюстраций.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-49417).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Биохимия растений / Под ред. В. Л. Кретовича. М., 1968. 624 с.

Брей С. М. Азотный обмен в растениях. М., 1986. 199 с.

Быкова О. П., Яковлева О. В. Слизевые клетки листа некоторых представителей *Alcea* L. // Раст. ресурсы. 1991. Т. 27. Вып. 2. С. 82—90.

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.

Васильев А. Е., Гамалей Ю. В. Белковые кристаллы в клетках растений // Цитология. 1975. Т. 17. № 4. С. 371—389.

Владимирова М. Г., Маркелова А. Г., Семененко В. Е. Выявление локализации рибулезобисфосфаткарбоксилазы в пиреноидах одноклеточных водорослей цитоиммунофлуоресцентным методом // Физиология растений. 1982. Т. 29. Вып. 5. С. 941—950.

Гавриленко В. Ф., Гусев М. В., Никитина К. А., Хоффманн П. Избранные главы физиологии растений. М., 1986. 440 с.

Гамалей Ю. В. Транспортная система сосудистых растений. СПб., 2004. 424 с.

Громов Б. В. Ультраструктура синезеленых водорослей. Л., 1976. 94 с.

Грубан З., Рехцигл М. Микротельца и родственные им структуры. М., 1972. 310 с.

Гудвин Т., Мерсер Э. Введение в биохимию растений. М., 1986. Т. 2. 312 с.

Данилова М. Ф., Кашина Т. К. Ультраструктура железистых волосков *Perilla ocymoides* (*Lamiaceae*) в связи с их возможным участием в фотопериодической индукции цветения // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 561—568.

Данилова М. Ф., Кашина Т. К. Структурные основы актиноритмической регуляции цветения. СПб., 1999. 218 с.

Жилин С. Г., Яковлева О. В. О сохранности анатомической и ультратонкой структур в фитолейме листа *Eucommia palaeoulmoides* (*Eucommiaceae*) из миоцена Казахстана // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 10. С. 1—8.

Иванова А. Н., Андронова Е. В., Шаварда А. Л., Муравник Л. Е. Ультраструктура секреторных клеток железистых волосков *Drosera rotundifolia* L. (*Droseraceae*) в культуре *in vitro* // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 6. С. 878—883.

Кашина Т. К., Данилова М. Ф., Мошков Б. С. Ультраструктура хлоропластов листьев *Perilla ocymoides* (*Lamiaceae*) и фотопериодическая реакция цветения // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 12. С. 1685—1694.

Колалите М. Р. Динамика ультраструктуры головчатых железистых волосков *Nepeta cataria* и *Dracocephalum moldavica* (*Lamiaceae*) в связи с синтезом ими гликопротеинов // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 9. С. 34—42.

Колалите М. Р. Особенности морфологии и ультраструктуры железистых трихом листьев *Nepeta cyanea* Stev., *N. cataria* L. var. *citriodora* Balb. и *Scutellaria baicalensis* Georgi // Раст. ресурсы. 1996. Т. 32. Вып. 3. С. 65—73.

Колалите М. Р. Ультраструктура смоляных ходов некоторых видов сем. *Araliaceae* // Раст. ресурсы. 2001. Т. 37. Вып. 4. С. 56—62.

Колалите М. Р., Иванова А. Н., Яковлева О. В. Ультраструктура пластид эпителиальных клеток секреторных каналов побега *Eleutherococcus senticosus* // Раст. ресурсы. 2005. Т. 41. Вып. 3. С. 40—45.

Кравкина И. М., Мирославов Е. А. Ультраструктура водоабсорбирующих волосков *Pitcairnia andreana* (*Bromeliaceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 1. С. 84—87.

Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., 1976. 646 с.

Ленинджер А. Биохимия. М., 1974. 957 с.

Матиенко Б. Т., Чебану Е. М. Ультраструктура каротиноидопластов. Кишинев, 1973. 147 с.

Матиенко Е. Б., Машанский В. Ф., Матиенко Б. Т. Концентрические мембранные структуры клеток растений. Пространственная организация и морфологическая природа // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 2. С. 267— 277.

Милашвили Т. Р., Гамалей Ю. В. Особенности пластидного аппарата подводных и надводных листьев двух видов водного лютика // Цитология. 1985а. Т. 27. № 5. С. 511—517.

Милашвили Т. Р., Гамалей Ю. В. Структура пластидного аппарата в суккулентных листьях с разной анатомической организацией // Бот. журн. 1985б. Т. 70. № 5. С. 580—587.

Мирославов Е. А. Субмикроскопическая организация замыкающих клеток открытых и закрытых устьиц // ДАН СССР. 1972. Т. 203. № 4. С. 939—941.

Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л., 1974. 120 с.

Муравник Л. Е. Ультраструктура слизевых железок *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) в ходе их развития и функционирования // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 11. С. 1523—1535.

Муравник Л. Е. Строение и функция абаксиальных трихомов *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 499—509.

Навашин М. С., Макушенко Л. М. О начальных фазах регенерации в связи с вопросом о генезисе растительной клетки // Пробл. совр. эмбриологии. 1956. С. 356—369.

Пименов М. Г. Перечень растений — источников кумариновых соединений. Л., 1971. 201 с.

Пясяцкене А. А., Яковлева О. В., Вайчюнене Я. А., Абрутис А. А. Образование слизи у видов рода *Viola* L., произрастающих в Литве // Раст. ресурсы. 1991. Т. 27. Вып. 1. С. 10—21.

Раздорский В. Ф. Анатомия растений. М., 1949. 524 с.

Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Magnoliaceae — Limoniaceae*. Л., 1985. 460 с.

Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Paeoniaceae — Thymelaeaceae*. Л., 1986. 336 с.

Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Caprifoliaceae — Plantaginaceae*. Л., 1990. 326 с.

Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Hippuridaceae — Lobeliaceae*. СПб., 1991. 198 с.

Светлова А. А. Систематика видов секции *Adenolinum* рода *Linum* (*Linaceae*) флоры Восточной Европы // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 7. С. 1076—1087.

Светлова А. А., Яковлева О. В. Сравнительная анатомия семенной кожуры видов некоторых секций рода *Linum* (*Linaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № . 12. С. 1868—1875.

Седова Т. В. Основы цитологии водорослей. Л., 1977. 172 с.

Тахтаджян А. Л. Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 135—142.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Юсуфов А. Г. Культура изолированных листьев. М., 1988. 102 с.

Юсуфов А. Г., Абдуллаева Т. М. Культура изолированных листьев // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 11. С. 1642—1656.

Яковлева О. В., Бузников А. А., Паутов А. А. и др. Морфолого-анатомическая характеристики мха *Hylocomium splendens* (*Hylocomiaceae*) — индикатора загрязнения лесов Карельского перешейка // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 52—62.

Яковлева О. В. Зависимость между локализацией слизепроизводящих клеток и белоксодержащих пластид // 3-й съезд Всерос. о-ва физиол. раст. Тез. докл. СПб., 1993. С. 241.

Яковлева О. В. О пластидах слизевых клеток эпидермы листа // Тез. докл. VI Всес. симп. по ультраструктуре растений. Киев, 1988. С. 119.

Яковлева О. В. Формирование слизевых клеток эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1400—1408.

Яковлева О. В., Кравцова Т. И. Ультраструктура клеток перикарпия *Urtica dioica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 33—41.

Яковлева О. В., Мирославов Е. А. Эпидерма листа как регулятор света на примере слизевых клеток древесных растений // Современные проблемы экологической анатомии растений. Матер. II Всес. сов. по эколог. анат. раст. Владивосток, 1990. С. 188—190.

Яковлева О. В. Формирование слизевых клеток эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1400—1408.

Amelunxen F., Thaler I., Harsdorff M. Die Struktur der Phytoferritin-Kristalle von *Phajus grandifolius* // Zeitschr. Pflanzenphysiol. 1970. Bd 63. Hf 2. S. 199—210.

Ames I. H. The fine structure of genetic tumor cells // Amer. J. Bot. 1972. Vol. 59. N 4. P. 341—345.

Ames I. H., Pivorun J. P. A cytochemical investigation of a chloroplast inclusion // Amer. J. Bot. 1974. Vol. 61. N 7. P. 794—797.

Ascensao L., Pais M. S. The leaf capitate trichomes of *Leonotis leonurus*: histochemistry, ultrastructure and secretion // Ann. Bot. 1998. Vol. 81. N 2. P. 263—271.

Bain H. F. Origin of adventitious shoots in decapitated cranberry seedlings // Botan. Gaz. 1940. Vol. 101. N 4. P. 872—880.

Barlow S. B., Triemer R. E. Phosphatase localization in the endomembrane system of the dinoflagellate Crypthecodinium cohnii // J. Histochem. Cytochem. 1986. Vol. 34. N 8. P. 1021—1027.

Bartels P. G., Weier T. E. Particle arrangements in proplastids of Triticum vulgare seedlings // J. Cell Biol. 1967. Vol. 33. P. 243.

Bartley G. E., Scolnik P. A. Plant carotenoids: pigments for photoprotection, visual attraction, and human health // Plant Cell. 1995. Vol. 7. N 7. P. 1027—1038.

Behnke H.-D. Sieve-tube plastids of Magnoliidae and Ranunculidae in relation to systematics // Taxon. 1971. Vol. 20. N 5/6. P. 723—730.

Behnke H.-D. Sieve-tube plastids in relation to angiosperm systematic — an attempt towards a classification by ultrastructural analysis // Bot. Rev. 1972. Vol. 38. N 1. P. 155—197.

Behnke H.-D. P- und S-typ Siebelement-Plastiden bei *Rhamnales* // Beitr. Biol. Pflanzen. 1974. Bd 50. Hf 3. S. 457-–464.

Behnke H.-D. P-type sieve-element plastids: a correlative ultrastructulal und ultrahistochemical study on the diversity and uniformity of a new reliable character in seed plant systematics // Protoplasma. 1975a. Vol. 83. N 1. P. 91—101.

Behnke H.-D. P-type sieve-element plastids: a correlative ultrastructulal und ultrahistochemical study on the diversity and uniformity of a new reliable character in seed plant systematics // Protoplasma. 1975b. Vol. 83. N 4. P. 413—420.

Behnke H.-D. Mikromorphologische Merkmale der Siebelement-Plastiden als ein Beitrag der Transmissionelectronenmikroskopie zur Systematik der Samenpflanzen // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1975c. Bd 88. Hf 2. S. 361—368.

Behnke H.-D. Sieve-element characters // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 381—400.

Behnke H.-D. Sieve-element plastids of *Connaraceae* and *Oxalidaceae*. A contribution to the knowledge of P-type plastids in dicotyledons and their significance // Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. U. Pflanzengeogr. 1982. Bd 103. Hf 1. P. 1—8.

Behnke H.-D. Sieve-element plastids and systematic relationships of *Rhizophoraceae*, *Anisophylleaceae* and allied groups // Ann. Missouri Bot. Gard. 1988. Vol. 75. N 4. P. 1387—1409.

Behnke H.-D. Distribution and evolution of forms and types of sieve-element plastids in the dicotyledons // Aliso. 1991. Vol. 13. N 1. P. 167—182.

Behnke H.-D., Barthlott W. New evidence from the ultrastructural and micromorphological fields in angoisperm classification // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. N 1. P. 43—65.

Behnke H.-D., Pop L. Sieve-element plastids and crystalline phloem-protein in *Leguminosae*: micromorphological characters as an aid to the circumscription of the family and subfamilies // Advanc. Legum. System. 1981. P. 707—715.

Bergersen F. J. Iron in the developing soybean nodule // Aust. J. Biol. Sci. 1963. Vol. 16. N 4. P. 916—919.

Blackwell S. J., Laetsch W. M., Hyde B. B. Development of chloroplast fine structure in Aspen tissue culture // Amer. J. Bot. 1969. Vol. 56. P. 457—463.

Bollard E. G. Translocation of organic nitrogen in the xylem // Austr. J. Biol. Sci. 1957. Vol. 10. N 3—4. P. 292—301.

Bong Yul Yoo. Ultrastructural changes in cells of pea embryo radicles during germination // J. Cell Biol. 1970. Vol. 45. N 1. P. 158—171.

Bonora A., Pancaldi S., Gualandri R., Fasulo M. P. Carotenoid and ultrastructure variations in plastids of *Arum italicum* Miller fruit during maturation and repening // J. Exp. Bot. 2000. Vol. 51. N 346. P. 873—884.

Bosabalidis A. M. Origin, differentiation and cytochemistry of membrane-limited inclusion bodies in leucoplasts of leaf epidermal cells of *Origanum dictamnus* L. // Cytobios. 1987. Vol. 50. P. 77—88.

Burgess J. Fine structure of a crystal-containing plastid in *Colchicum autumnale* // Planta (Berl). 1970. Bd 90. Hf 1. S. 32—42.

Casadoro G., Rascio N., Paganelli Cappelleti E. M. Membrane-bound plastidial inclusions in belladonna (Atropa belladonna L.) // Biol. Cell. 1977. Vol. 29. P. 61—66.

Catesson A.-M. Présence de phytoferritine dans le cambium et les tissus conducteurs de la tige de sycomore, *Acer pseudoplatanus* // Compt. Rend. Acad. Sci. Paris. 1966. Ser. D. T. 262. P. 1070—1073.

Charvat I., Esau K. An ultrastructural study of acid phosphatase localization in *Phaseolus vulgaris* xylem by the use of an azo-dye method // J. Cell Sci. 1975. Vol. 19. N 3. P. 543—561.

Christodoulakis N. S., Arianoutsou-Faraggitaki M., Psaras G. K. Post-fire leaf structure of two seasonally dimorphic resprouters // Ecol. Plant. (Acta Ecologica). 1986. Vol. 7(21). N 1. P. 97—102.

Christodoulakis N. S., Fasseas C. Seasonal dimorphism of *Phlomis fruticosa* under controlled environmental conditions // Acta Ecologica. 1991. Vol. 12. N 3. P. 323—330.

Cresti M., Ciampolini F., Mulcahy D. L. M., Mulcahy G. Ferritin in plastids of *Nicotiana alata* pollen grains // J. Ultrastr. Res. 1984. Vol. 88. N 3. P. 257—260.

Cronshaw J., Hoefert L., Esau K. Ultrastructural features of *Beta* leaves infected with beet yellows virus // J. Cell Biol. 1966. Vol. 31. P. 429—443.

Dahleen L. S., Bregitzer P. An improved media system for high regeneration rates from barley immature embryo-derived callus cultures of commercial cultivars // Crop Science. 2002. Vol. 42. N 3. P. 934—938.

Dashek W. V., Thomas H. R., Rosen W. G. Secretory cells of lily pistils. II. Electron microscope cytochemistry of canal cells // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 58. N 10. P. 909—920.

Deschamps R. Sur la presence de phytoferritine dans l'ovule du lin, *Linum usitatissimum* L. // Rev. Cyt. Biol. Veget. 1970. T. 33. Fasc. 1. P. 101—110.

Dodge J. D. The fine structure of algal cells. London; New York, 1973. 261 p.

Dodge J. D. A survey of chloroplast ultrastructure in the *Dinophyceae* // Phycologia. 1975. Vol. 14. N 4. P. 253—263.

Esau K. The Phloem of *Nelumbo nucifera* Gaertn // Ann. Bot. 1975. V. 39. N 4. P. 901—913.

Fattah F. A., Webster J. M. Ultrastructural modifications of *Meloidogyne javanica* induced giant cells caused by fungal culture filtrates // Revue Nematol. 1989. Vol. 12. N 2. P. 197—210.

Finer J. J., Smith R. H. Structure and development pf plastids in epidermal cells od African violet (*Saintpaulia ionantha* Wendl.) in culture // Ann. Bot. 1983. Vol. 51. N 6. P. 691—695.

Freeman T. P. Developmental anatomy of epidermal and mesophyll chloroplasts in *Opuntia basilaris* leaves // Amer. J. Bot. 1973. Vol. 60. N 1. P. 86—91.

Gailhofer M., Thaler I. Eiweisskristalle in den Plastiden der Keimpflanzen einiger Palmen // Phyton. 1974. Vol. 15. N 3—4. P. 251—258.

Gayral P., Fresnel J. Platychrysis pienaarii sp. Nov. et P. *sipplex* sp. Nov. (*Prymnesiophyceae*): description et ultrastructure // Phycologia. 1983. Vol. 22. N 1. P. 29—45.

Gee M. M., Sun C. N., Dwyer J. D. An electron microscope study of sunflower crown gall tumor // Protoplasma. 1967. Vol. 64. N 1—2. P. 195—200.

Grubert M. Mucilage or gum in seeds and fruits of angiosperms (a review). München, 1981. 397 S.

Gunning B. E. S., Steer M. W., Cochraine M. P. Occurrence, molecular structure, and induced formation of the «stromacentre» in plastids // J. Cell Sci. 1968. Vol. 3. N 3. P. 445—456.

Haberlandt G. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 1924. 671 S.

Hagemann A. Untersuchungen an Blattstecklingen // Gartenbauwissenschaft. 1932. Bd 6. S. 69—195.

Harris J. B., Schaefer V. G. Some correlated events in aging leaf tissues of tree tomato and tobacco // Bot. Gaz. 1981. Vol. 142. N 1. P. 43—54.

Harris W. M., Spurr A. R. Chromoplasts of tomato fruits. II. The red tomato // Amer. J. Bot. 1969. Vol. 56. N 4. P. 380—389.

Heltne J., Bonnett H. T. Chloroplast development in isolated roots of Convolvulus arvensis L. // Planta. 1970. Hf 92. P. 1—12.

Henry Y., Steer M. W. Acid phosphatase localization in the digestive glands of Dionaea muscipula Ellis Flytrap's // J. Histochem., Cytochem. 1985. Vol. 33. N 4. P. 339—344.

Hirsch I., Lefort V., Vankersschaver M. et al. Characterization of 43 non-protein-coding mRNA genes in *Arabidopsis* including the MIR162a-derived transcripts // Plant Physiol. 2006. Vol. 140. N 4. S. 1192—1204.

Hohl H. R. Plastids and tumorigenesis // Amer. J. Bot. 1961. Vol. 48. N 6. Part 2. P. 528A.

Hori T. Further survey of the pyrenoid distribution in japanese brown algae // Bot. Mag. Tokyo. 1972. Vol. 85. N 998. P. 125—134.

Hori T. Electron microscope observations on the fine structure of the chloroplasts of algae. II. The chloroplasts of *Caulerpa* (*Chlorophyceae*) // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 1974. Vol. 59. N 2. P. 239—245.

Hori T., Ueda R. Electron microscope studies on the fine structure of plastids in siphonous green algae with special reference to their phylogenetic relationschips // Sci. Rep. Tokyo. 1967. Sec. B. Vol. 59. N 187. P. 225—244.

Hurkman W. J., Kennedy G. S. Development and cytochemistry of the thylakoidal body in tobacco chloroplasts // Amer. J. Bot. 1977. Vol. 64. N 1. P. 86—95.

Hyde B. B., Hodge A. J., Kahn A., Birnstiel M. L. Studies on phytoferritin. I. Identification and localization // J. Ultrastr. Res. 1963. Vol. 9. N 3. P. 248—258.

Israel H. W., Steward F. C. The fine structure and development of plastids in cultured cells of *Daucus carota* // Ann. Bot. 1967. Vol. 31. N 1. P. 1—18.

Ivanova A. N., Kolalite M. R. Quantitative study of epithelial cells in *Carum carvi* fruit secretory canals // Abstr. XVII Int. Bot. Congr. Vienna, Austria, 17—23 July 2005. P. 1957.

Jacobs M. On domatia — the viewpoints and some facts. I, II, III // Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Ser. C. 1966. Vol. 69. N 3. I, II, III. P. 275—289, 290—304, 305—316.

Ko M. P., Huang P. Y., Huang J. S., Baker K. R. The occurrence of phytoferritin and its relationship to effectiveness of soybean nodules // Plant Physiol. 1987. Vol. 83. N 2. P. 299—305.

Kolalite M. R. Ultrastructure of glandular trichomes on leaves of five *Lamiaceae* representatives // Essential oils: basic and applied research. Proc. 27th Int. Symp. on Essential oils. Ch. Franz, A. Mathe, G. Buchbauer (ed.). Carol Stream, Illinois, 1997. P. 108—111.

Kolalite M. R. Comparative analysis of ultrastructure of glandular trichomes in two *Nepeta cataria* chemotypes (*N. cataria* and *N. cataria* var. *citriodora*) // Nord. J. Bot. 1998. Vol. 18. N 5. P. 589—598.

Kolalite M. R., Ivanova A. N. Quantitative data of plastids in secretory canals of *Eleutherococcus senticosus* // Abstr. 33rd Int. Symp. on Essential Oils (33rd ISEO) Lisbon, 2002. P. 63.

Kolalite M. R., Oskolski A. A., Richter H. G., Schmitt U. Bark anatomy and intercellular canals in the stem of *Delarbrea paradoxa* (*Araliaceae*) // IAWA J. 2003. Vol. 24. N 2. P. 139—154.

Lipetz J. The fine structure of plant tumors. I. Comparison of crown gall and hyperplastic cells // Protoplasma. 1970. Vol. 70. N 2. P. 207—216.

Maramorosch K., Hirumi H. Phytopherritin accumulations in leaves of diseased coconut palms // Protoplasma. 1973. Vol. 78. N 1. P. 175—180.

Marinos N. G. Multifunctional plastids in the meristematic region of potato tuber buds // J. Ultrastr. Res. 1967. Vol. 17. N 1. P. 91—113.

Martin E. S., Larbalestier G. A membrane-bound plastid inclusion in the epidermis of leaves of *Taraxacum officinale* // Can. J. Bot. 1977. Vol. 55. N 2. P. 222—225.

Matienco B., Brezeanu A., Maximova E. et al. Carpoculture *in vitro*. Nonmorphogenic pathway. Chisinau, 2004. 135 p.

McLean N. L., Nelke M., Nowak J., Wright J. M. Meiotic chromosome pairing, isozyme analyses and ferritin expression in a red clover mutant capable of somatic embryogenesis // Ann. Bot. 1999. Vol. 83. N 3. P. 315—323.

Mikulska E. Chloroplasty w skorce lisci roslin dwilisciennych // Acta Soc. Bot. Polon. 1959. Vol. 28. N 1. P. 143—173.

Morita E., Abe T., Tsuzuki M. et al. Role of pyrenoids in the CO_2-concentrating mechanism: comparative morphology, physiology and molecular phylogenetic analysis of closely related strains of *Chlamydomonas* and *Chloromonas* (*Volvocales*) // Planta. 1999. Vol. 208. N 3. P. 365—372.

Mothes K. The metabolism of urea and ureides // Can. J. Bot. 1961. Vol. 39. N 7. P. 1785—1807.

Mothes K., Engelbrecht L. Über Allantoinsäure und Allantoin. I. Ihre Rolle als Wanderform des Sticksstoffe und ihre Beziehungen zum Eiweisstoffwechol des Ahorns // Flora. 1952. Bd 139. Hf 4. S. 586—616.

Napp-Zinn K. Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen // Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, Stuttgart, 1973. Spez. Teil. Bd 8. Tl. 2 A. I. 764 S.

Newcomb E. H. Fine structure of protein-storing plastids in bean root tips // J. Cell Biol. 1967. Vol. 33. N 1. P. 143—163.

Polowick P. L., Sawhney V. K. Differentiation of the tapetum during microsporogenesis in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.), with special reference to the tapetal cell wall // Ann. Bot. 1993. Vol. 72. N 6. P. 595—605.

Prego I., Maldonado S., Otegu M. Seed structure and localization of reserves in *Chenopodium quinoa* // Ann. Bot. 1998. Vol. 82. N 4. P. 481—488.

Rao K. S., Dave Y. S. Ultrastructure of active and dormant cambial cells in teak (*Tectona grandis* L. f) // New phytol. 1983. Vol. 93. P. 447—456.

Reinbothe H., Mothes K. Urea, ureides and guanidins in plants // Ann. Rev. Plant Phys. 1962. Vol. 13. P. 129—150.

Reuter G. Die Hauptformen des löslichen Stickstoffs in vegetativen pflanzlichen Speicherorganen und ihre systematische Bewertbarkeit // Flora. 1957. Bd 145. Hf 1—2. S. 326—338.

Robards A. W., Humpherson P. G. Phytoferritin in plastids of the cambial zone of willow // Planta. 1967. Bd 76. Hf 2. S. 169—178.

Robards A. W., Robinson C. L. Further studies on phytoferritin // Planta. 1968. Bd 82. Hf 2. S. 179—188.

Salema R., Abreu I. Fine structure of chloroplasts and leucoplasts of the leaves of *Hedera helix* L. cv *Argenteo-variegata* // Bol. Soc. Broter. 1972. Vol. 46. P. 259—279.

Sampson F. B., McLean J. A note on the occurrence of domatia on the under side of leaves in New Zealand plants // New Zealand J. Bot. 1965. Vol. 3. N 2. P. 104—112.

Schimper A. F. W. Untersuchungen über die Proteinkristalloide der Pflanzen. Diss. Straβburg, 1878. 67 S.

Schnepf E. Zur Feinstruktur der Drüsen von *Drosophyllum lusitanicum* // Planta. 1960. Bd 54. Hf 6. S. 641—674.

Schnepf E. Plastidenstrukturen bei *Passiflora* // Protoplasma. 1961. Vol. 54. N 2. P. 310—313.

Shojima S., Nishizawa N. K., Mori S. Do intrathylakoidal inclusions really contain RuBPCase? // Protoplasma. 1987. Vol. 140. N 2. P. 187—189.

Shumway L. K., Weier T. E., Stocking C. R. Crystalline structures in *Vicia faba* chloroplasts // Planta. 1967. Vol. 76. S. 182—189.

Simpson D. J., Baqar M. R., Lee T. H. Unusual ultrastructural features of the chloroplast-chromoplast transformation in *Solanum luteum* // Austr. J. Plant Physiol. 1975. Vol. 2. N 2. P. 235—245.

Solereder H. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1899. 984 S.

Sprey B. Intrathylakoidal occurrence of ribulose 1,5-Diphosphate carboxylase in spinach chloroplasts // Zeitschr. Pflanzenphysiol. 1976. Bd 78. Hf 1. S. 85—89.

Sprey B., Lambert C. Lamellae-bound inclusions in isolated spinach chloroplasts II. Identification and composition // Zeitschr. Pflanzenphysiol. 1977. Bd 83. Hf 3. S. 227—247.

Sprey B., Leatsch W. M. Chloroplast envelopes of *Spinacia oleracea* L. I. Polypeptides of chloroplast envelopes and lamellae // Zeitschr. Pflanzenphysiol. 1975. Bd 75. Hf 1. S. 38—52.

Sprey B., Leatsch W. M. Chloroplast envelopes of *Spinacia oleracea* L. II. Ultrastructure of chloroplast envelopes and lamellae // Zeitschr. Pflanzenphysiol. 1976. Bd 78. H. 2. S. 146—163.

Srivastava L. M. On the fine structure of the cambium of *Fraxinus americana* // J. Cell Biol. 1966. Vol. 31. N 1. P. 79—93.

Stetler D. A., Leatsch W. M. Chloroplast development in *Nicotiana tabacum* «Maryland Mammoth» // Amer. J. Bot. 1969. Vol. 56. N 3. P. 260—270.

Stewart P., Pitt D. Ultrastructural localization of acid phosphatase activity in root tips by the p-(acetoxymercuric) aniline diazotate reagent and a comparison with a gomori procedure // J. Cell Sci. 1977. Vol. 36. N 1. P. 19—29.

Stoermer E. F., Pankratz H. S., Bowen C. C. Fine structure of the diatom *Amphipleurea pellicida*. II. Cytoplasmic fine structure and frustule formation // Amer. J. Bot. 1965. Vol. 52. N 10. P. 1067—1078.

Swanson J., Floyd G. L. Acid phosphatase in *Asteromonas gracilis* (*Chlorophyceae*, *Volvocales*): a biochemical and cytochemical characterization // Phycologia. 1979. Vol. 18. N 4. P. 362—368.

Thaler I., Gailhofer M., Zellnig G. The ultrastructure of mucilage secreting trichomes of *Zebrina pendula* Schnizl. // Phyton. 2001. Vol. 41. N 2. P. 227—245.

Theil E. C., Briat J.-F. Plant ferritin and non-heme iron nutrition in humans. Harvest Plus Technical Monograph 1. Washington, DC. 2004. 13 p.

Thompson A., Vogel J., Lee R. E. Carbon dioxide uptake in relation to a plastid inclusion body in the succulent *Kalanchoë pinnata* Persoon // J. Exp. Bot. 1977. Vol. 28. N 105. P. 1037—1041.

Thomson W. W., de Journett R. Observations on inclusion bodies in subsidiary cells of *Opuntia* sp. // J. Ultrastr. Res. 1971. Vol. 31. P. 439—443.

Thyssen C., Hermes M., Sültemeyer D. Isolation and characterisation of *Chlamydomonas reinhardtii-mutants* with an impaired CO_2-concentrating mechanism // Planta. 2003. Vol. 217. N 1. P. 102—112.

Turner G. W., Gershenzon J., Croteau R. B. Development of peltate glandular trichomes of peppermint // Plant Physiol. 2000. Vol. 124. N 2. P. 665—679.

Turner J. B., Friedmann E. I. Fine structure of capitular filaments in the coenocytic green alga *Penicillus* // J. Phycol. 1974. Vol. 10. N 2. P. 125—134.

Ueno O. Ultrastructural localisazion of photosynthetic and photorespiratory enzymes in epidermal, mesophyll, bundle sheath, and vascular bundle cells of the C_4 dicot *Amaranthus viridis* // J. Exp. Bot. 2001. Vol. 52. N 358. P. 1003—1013.

Valanne N., Aro E. M., Rinfamaki E. Leaf and chloroplast structure of two aquatic *Ranunculus* species // Aquat. Bot. 1982. Vol. 12. N 1. P. 13—22.

V*apaavuori E. M.* Effects of water stress on photosynthesis and chloroplast structure in willow (*Salix 'aquatica gigantea'*) plants // Alkuperaistutkimukset 5/1985. Original reports. Kuopio, 1985. P. 2—29.

Vapaavuori E. M., Korpilahti E., Nurmi A. Photosynthetic rate in willow leaves during water stress in the chloroplast ultrastructure, with special reference to crystal inclusions // J. Exp. Bot. 1984. Vol. 35. N 152. P. 306—321.

Vapaavauri E. M., Nurmi A. Chlorophyll — protein complexes in *Salix* sp. «Aquatica gigantea» under strong and weak light. II. Effect of water stress on the chlorophyll — protein complexes and chloroplast ultrastructure // Plant Cell Physiol. 1982. Vol. 23. N 5. P. 791—801.

Voznesenskaya E. V., Chuong S. D. X., Koteyeva N. et al. Structural, biochemical and physiological characterization of C_4 photosynthesis in species having two vastly different types of Kranz anatomy in genus *Suaeda* (*Chenopodiaceae*) // Plant Biology (в печати).

Whatley J. M. Chromoplasts in some Cycads // New Phytol. 1985. Vol. 101. N 4. P. 595—609.

Wildman R. B., Hunt P. Phytoferritin associated with yellowing in leaves of *Cocos nucifera* (*Arecaceae*) // Protoplasma. 1976. Vol. 87. N 1—3. P. 121—134.

Williams E. Fine structure of vascular and epidermal plastids of the mature maize leaf // Protoplasma. 1974. Vol. 79. P. 395—400.

Yakovlev A. Yu., Yakovleva O. V. Peculiarities of mucilage-producing cells distribution in some Ericaceae // Abstr. XVII Int. Bot. Congr. Vienna, Austria, 2005. P. 414.

Yakovleva O. V. Symbiotic organisms are stored in the diaspores // Abstr. XVII Int. Bot. Congr. Vienna, Austria, 2005. P. 374.

Yakovleva O. V., Barmicheva E. M., Ivanova A. N. Protein containing plastids as markers of regeneration ability // Book of abstr. «Plant, fungal and habitats diversity investigation and conservation». Sofia, 20—26 June 2006. P. 150—151.

Yakovleva O. V., Zhilin S. G. Cell ultrastructure in the leaf of Miocene *Eucommia* with preserved gutta-percha threads (Northern Kazakhstan) // Paleontol. J. 1995. Vol. 29. N 1a. P. 159—171.

Zimmermann J. G. Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen // Beih. Bot. Centralbl. 1932. Bd 49. Abt. 1. S. 99—196.

SUMMARY

Protein inclusions were studied in plastids in 326 species from 89 families of vascular plants. It was found that the protein inclusions have four main forms: homogenous, crystalloid, fibrillar and osmiophylic plastoglobuli with electron dense cavity. Protein inclusions of the forms 1—3 can be contained in stroma or be limited by membrane. In peroxisomes (homogenous and crystalloid form), mitocondria (myeloid-like) and nuclei (fibrillar), the protein inclusions were found mainly in tissues lacking protein-containing plastids. Protein-containing plastids were found in covering tissues and bundles but their distribution in plant organs is irregular. Three criteria are proposed for revelation of the protein-containing plastids in organs and tissues: 1 — ureids, arginine and citrulline as nitrogen transport compounds in xylem or phloem; 2 — mucilage-containing cells in leaf epiderm or seed coat; 3 — capability of organs (leaves in our case) for regeneration. Original and published data on distribution of the protein-containing plastids in organs (leaf, stem, root, pedicle, ovary, fruit, integuments, seed, embryo) were analysed. In many cases plastids with similar form of protein deposition are typical of the species in the same family. But these plastids may be found in different organs in species of different phylogenetic stages. The presence or absence of protein-containing plastids, as well as the site of their localization, may be used for solving complicated and disputable questions of systematics and phylogeny.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.333.39 (571)

© В. А. Бакалин

ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ ПЕЧЕНОЧНИКОВ ЮГА РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

V. A. BAKALIN. FEATURES OF THE LIVERWORT FLORA OF THE SOUTHERN RUSSIAN FAR EAST

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159
Факс (4232) 310193
E-mail: v_bak@list.ru
Поступила 30.05.2006
Окончательный вариант получен 08.10.2007

На юге российского Дальнего Востока выявлено более 200 видов печеночников. Своеобразие и таксономическое богатство флоры этой территории определяется присутствием восточноазиатских видов, которые концентрируются в темнохвойных горных лесах юга Приморского края и Южных Курил.

Ключевые слова: печеночники, Курильские острова, Приморский край, восточноазиатские виды, темнохвойные леса.

История изучения печеночников южной части российского Дальнего Востока насчитывает более 150 лет. Первые сборы были сделаны здесь в середине XIX столетия К. И. Максимовичем, Ф. Б. Шмидтом, Л. И. Шренком, П. П. Гленом. Результаты их обработки отражены в ряде работ (Regel, 1861; Schmidt, 1869, и др.). С юго-восточной окраины России был описан ряд новых для науки видов. Так, например, S. O. Lindberg (1875) в своей работе по мхам Северо-Восточной Азии приводит оригинальные описания *Diplophyllum plicatum* Lindb. (= *Macrodiplophyllum plicatum* (Lindb.) H. Perss.), *Mylia verrucosa* Lindb. и *Porella grandiloba* Lindb. Следует отметить, что практически все публикации по печеночникам этой территории до 1970-х годов основывались на коллекциях, собранных неспециалистами, исключение составляют лишь работы Д. К. Зерова (1953, 1954, 1965, и др.), написанные главным образом по результатам определения сборов украинского бриолога А. С. Лазаренко. Интересными в фитогеографическом плане являются статьи А. Л. Абрамовой и И. И. Абрамова (1975а, б), где впервые обсуждается специфика флоры печеночников российского Дальнего Востока.

Первым специалистом-гепатикологом, работавшим на юго-востоке России, стала С. К. Гамбарян (см.: Черданцева, Егорова, 2001), внесшая большой вклад в познание флоры печеночников этого района. Особо следует отметить опубликованную ею монографию «Антоцеротовые и печеночники Южного Приморья», а также очерк по истории исследования печеночников юга Дальнего Востока России и список печеночников, известных с этой территории (Гамбарян, 1990, 1992, 1993).

В последнюю четверть XX и в начале XXI в. вышли в свет статьи по результатам обработки непрофессиональных сборов (Koponen et al., 1978; Игнатов и др., 1990; Абрамова, Бакалин, 2002). Лишь одна публикация (Konstantinova et al., 2002) была основана на коллекции, собранной специалистом по мхам.

Все проведенные исследования подтвердили высокое таксономическое богатство флоры печеночников юга российского Дальнего Востока и ее специфичность относительно других региональных флор России, что в значительной степени обусловлено ее принадлежностью к Восточноазиатской флористической области. Этот вопрос рассматривается в упомянутой статье Абрамовой и Абрамова (1975б), однако в то время объем имевшихся данных был значительно меньше нынешнего. В настоящее время целесообразно вернуться к обсуждению этого вопроса с учетом последних флористических данных.

Обычно под понятием «юга российского Дальнего Востока» подразумеваются области южнее Станового хребта и о-ва Уруп и восточнее западной окраины Амурской обл., до государственной границы Российской Федерации на юге. Такая трактовка понятия принята во «Флоре СССР» (1964), а также в обобщающих списках мхов (Ignatov, Afonina, 1992) и печеночников (Konstantinova et al., 1992) бывшего СССР. Это деление, возможно, удобное с практической точки зрения, слабо подтверждается фитогеографическими данными. В действительности, как это показано А. Л. Тахтаджяном (1978) и подтверждено статистической обработкой обширнейшего материала П. В. Крестовым (2005), явственно выделяется крайний юго-восток «юга российского Дальнего Востока», относящийся к Восточноазиатской области Голарктического флористического царства и определенно включающий узкую полосу на крайнем юге Хабаровского края, Приморский край и Южные Курилы. Фитогеографическое положение Южного Сахалина оказывается спорным. Так, Тахтаджян (1978), объединяя южную часть о-ва Сахалин с Южными Курилами и Хоккайдо, относит их к Сахалино-Хаккайдской провинции Восточноазиатской области. Однако, по мнению Крестова (2005: 37), «северная граница провинции, а следовательно, и Восточноазиатской области, смещается к югу и проходит между Сахалином, оставляя его в Бореальной зоне, и Хоккайдо». В любом случае несомненно наличие на нашей территории двух различных провинций Восточноазиатской области: Маньчжурской и Курило-Хоккайдской (Крестов, 2005) или Сахалино-Хоккайдской (Тахтаджян, 1978).

Исключительно интересна флора Маньчжурской провинции Восточноазиатской области, частично располагающейся на территории России. Ее северная граница проходит приблизительно по долине Амура и очерчена ареалом ряда восточноазиатских видов, таких как *Pinus koraiensis* (Siebold) Zucc., *Schisandra chinensis* (Turcz.) Boill., *Juglans mandshurica* Maxim., *Phellodendron amurense* Rupr. и др. (Тахтаджян, 1978). У мохообразных, ареалы которых отличаются бóльшими размерами по сравнению с сосудистыми растениями (Herzog, 1926), такая четкая граница в распространении таксонов отсутствует. Тем не менее имеется ряд видов, ограниченных в своем распространении на территории России Маньчжурской провинцией, а точнее, даже Приморским краем. Из мхов можно назвать типичные виды восточноазиатских субтропиков: *Miyabea fruticella* (Mitt.) Broth. и *Homaliadelphus laevidentatus* (Okam.) Iwats. (Бардунов, Черданцева, 1982).

Распространение некоторых печеночников на территории России также ограничено лишь Приморским краем (здесь и далее при указании распространения печеночников на территории России кроме собственных материалов и материалов гербария VLA использованы опубликованные данные (Bakalin, 2005; Vana, Ignatov, 1995; Гамбарян, 1992; Нюшко, Потемкин, 2005; Казановский, Потемкин, 1995)). Это восточноазиатские таксоны *Hattorianthus erimonus* (Steph.) R. M. Schust., *Bazzania japonica* (Sande Lac.) Lindb., *Metacalypogeia cordifolia* (Steph.) H. Inoue, *So-*

lenostoma rishiriense Amakawa, *Plagiochila hakkodensis* Steph., *Radula japonica* Gottsche in Steph., *Porella densifolia* (Steph.) S. Hatt., *P. oblongifolia* S. Hatt., *P. urogea* (C. Mass.) Chen, *Jubula japonica* Steph., *Frullania diversitexta* Steph., *Cololejeunea japonica* (Schiffn.) S. Hatt., *Lejeunea japonica* Mitt., *Peltolepis japonica* (Shimizu et S. Hatt.) S. Hatt., *Athalamia nana* (Shimizu et S. Hatt.) S. Hatt., *Asterella leptophylla* (Mont.) Grolle. и таксоны более широкого (преимущественно палеотропического, восточноазиатско-североамериканского и др.) распространения, но на территорию России «заходящие» только в ее восточноазиатскую часть: *Cephaloziella spinicaulis* Douin, *Placanthus birmensis* (Steph.) R. M. Schust., (?)*Anomylia cuneifolia* (Hook.) R. M. Schust.,[1] *Trichocoleopsis sacculata*, *Radula auriculata* (Mitt.) Okam. и *Targionia indici* Udar et Gupta.

Ряд восточноазиатских таксонов распространяется за пределы Маньчжурской провинции. Здесь можно выделить: виды «ближнего» проникновения, достигающие прилегающих к Восточноазиатской области частей Хабаровского края и Амурской обл.: *Mylia verrucosa*, *Macvicaria ulophylla*, *Porella chinensis*, *Frullania muscicola*, *Trocholejeunea sandvicensis*, *Cololejeunea ornata* A. Evans и виды «дальнего» западного проникновения, достигающие Иркутской и Читинской областей, республики Якутия или даже Алтае-Саянского региона Южной Сибири: *Bazzania bidentula* (Steph.) W. E. Nicholson in Horik., *Solenostoma pyriflorum* (кроме Восточноазиатской области также встречается в Северной Америке: Schuster, 1969), *Porella gracillima* Mitt., *Porella vernicosa*, *Frullania crispiplicata* Yuzava et S. Hatt., *Frullania inflata* Gottsche, Lindenb. et Nees, *Frullania koponenii* S. Hatt., *Frullania taradakensis*, *Cololejeunea subkodamae* Mizut., *Plagiochasma japonicum* (Steph.) C. Massal. (кроме Восточноазиатской области встречается в Бутане, Индии, Филиппинах и на Гавайях: Bischler, 1979).

Возможно, что ряд видов проникает из Маньчжурии далеко на север, однако крайне слабая изученность севера Хабаровского края и Магаданской обл. не позволяют сделать никаких замечаний на этот счет.

Еще одним районом с большим количеством восточноазиатских таксонов являются Южные Курилы и южная часть о-ва Сахалин. Из Японского архипелага на южные Курильские острова, по-видимому, проникли *Mylia verrucosa*, *Neohattoria herzogii*, *Plectocolea rosulans*, *Scapania parvitexta* Steph., *S. ciliata* Samde Lac., *S. diplophylloides* Amakawa et S. Hatt., *Schistochilopsis cornuta* (Steph.) Konstant., *Nipponolejeunea subalpina* S. Hatt.; на о-в Сахалин — *Blepharostoma minus* Horik., *Frullania appendiculata*, *F. muscicola*, *Lophozia lacerata* N. Kitag., *Mylia verrucosa*, *M. nuda* H. Inoue et Yang, *Nipponolejeunea subalpina*, *Porella fauriei* (Steph.) S. Hatt., *Radula brunnea* Steph. Некоторые таксоны найдены на Курильской гряде за пределами Восточноазиатской области и даже севернее, на Камчатке и Командорах, такие как *Bazzania ovifolia* Mitt., *Plectocolea infusca* Mitt., *Radula constricta* Steph., *Conocephalum japonicum* (Thunb.) Grolle, *Targionia hypophylla* L. (последний часто встречается в средиземноморской Европе, реже в Румынии, Швейцарии, дизъюнктивно распространен в Китае, Новой Зеландии, юго-восточной Австралии, в Южной Америке известен из Чили, Боливии, Аргентины, в Северной из Мексики и южных штатов США: Schuster, 1992), *Plectocolea vulcanicola* Schiffn., *Solenostoma fusiforme* (Steph.) R. M. Schust., *Cryptocoleopsis imbricata* Amakawa, *Kurzia makinoana* (Steph.) Grolle, *Lophozia lacerata* и *Ptilidium californicum* (Austin) Pearson.

---

[1] Этот вид имеет приатлантический ареал и указание его для Приморского края, скорее всего, ошибочно. Из переписки с составителями Красной книги России (архив лаборатории низших растений БПИ ДВО РАН) С. К. Гамбарян, приводившая этот вид для Приморского края, материал по нему отправила на проверку R. Grolle, однако он был утерян. В связи с неуверенностью в правильности указания этого вида Гамбарян просила составителей списка исключить *Anomylia cuneifolia* из Красной книги России. В настоящий момент в гербарии VLA имеется лишь 2 образца, определенные как *A. cuneifolia*, содержащие по нескольку побегов и относящиеся, вероятно, к слабо развитой *Crossogyna autumnalis* (DC) Schljakov.

Некоторые виды оказываются общими для российских частей Сахалино-Хоккайдской и Маньчжурской провинций: *Schistochilopsis cornuta*, *Solenostoma pyriflorum*, *Mylia verrucosa*, *Pedinophyllum truncatum*, *Radula obtusiloba* Steph., *Porella fauriei*, *Porella grandiloba*, *Porella gracillima*, *Frullania appendiculata*, *F. muscicola*.

Всего на Дальнем Востоке России в том понимании, как это принято в Списке печеночников территории бывшего СССР (Konstantinova et al., 1992), известно 292 вида (Константинова, 2005). Цифра эта не включает несколько последних находок, и действительное число выявленных здесь видов в настоящее время приближается к 300. Согласно Константиновой (цит. соч.), число видов, специфичных для Дальнего Востока, очень велико — 55 (для сравнения следующим регионом по величине специфичных таксонов является Кавказ, где встречается лишь 15 видов). При этом следует учесть, что на севере Дальнего Востока России (п-ов Камчатка и Северные Курилы) пока выявлено лишь 6 специфичных таксонов: *Cryptocoleopsis imbricata*, *Marsupella adusta* (Nees) Spruce (кроме Камчатки, в России вид, возможно, встречается в Прибайкалье (см.: Konstantinova et al., 1992), *Nardia compressa* (Hook.) S. Gray, *N. unispiralis* Amakawa, *Plectocolea obscura* A. Evans, *Schofieldia monticola* Godfrey). Таким образом, наибольшее своеобразие флоры печеночников российского Дальнего Востока наблюдается в южной его части, на территории, относящейся к Восточноазитской флористической области, и выражается в присутствии видов восточноазиатского распространения.

Известно, что многие виды встречаются в определенной зоне и связаны с определенным типом сообществ. Блестящий пример — распространение *Lophozia ascendens* (Warnst) R. M. Schust. — таксона, встречающегося лишь на гнилой древесине в хвойных лесах и не известного (за редчайшими исключениями) из других сообществ. То же самое может касаться и восточноазиатской фракции видов российской флоры. В этой связи можно предположить, что восточноазиатские виды печеночников должны быть привязаны к зональным сообществам, образованным такими доминантами, как *Juglans*, *Quercus* и др. Однако на поверку оказывается, что ценотическая приуроченность печеночников лишь в слабой степени связана с этими доминантами. Например, *Pedinophyllum truncatum*, *Frullania appendiculata* встречаются главным образом в хвойных лесах, образованных такими далеко идущими на север породами, как *Picea ajanensis* (Lindbl. et Gord.) Fisch. и *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim. Также многие печеночники, которые долгое время были известны в Приморском крае лишь из широколиственных лесов, оказались наиболее частыми в хвойных. Это касается *Trichocoleopsis sacculata*, *Lejeunea japonica*, *Radula auriculata* и других. Там же, в пихтовых и еловых лесах, был обнаружен еще ряд новых для России восточноазиатских видов.

Попытаемся проверить эту точку зрения, начав с истории, но приняв во внимание не изучавшиеся районы, а поясную приуроченность исследований. Первые сборы печеночников в Приморском крае сделаны Максимовичем еще в середине XIX в. в окрестностях имевшихся тогда дорог, т. е. в нижних высотных поясах. Морские экспедиции вдоль Сахалина, в которых принимали участие Глен и Шмидт, исходя из специфики транспортного средства также ограничивали районы сборов в основном прибрежной полосой. Лазаренко подавляющее большинство сборов сделал в районе нынешнего Уссурийского заповедника, где высокие поднятия местности отсутствуют. Основные исследования, проведенные Гамбарян, были направлены на изучение флоры доминирующих растительных сообществ, таких как широколиственные и кедрово-широколиственные леса, набор печеночников в которых ограничен *Porella* spp., *Lejeunea japonica*, *Frullania muscicola* и еще небольшим рядом видов, так что в общей сложности их суммарное количество для хорошо исследованного выдела размером около 100 км^2 колеблется в пределах 20—30 таксонов.

Результатом такой направленности в исследованиях явилась неполнота выявления флоры юга российского Дальнего Востока и ошибочное представление о месте концентрации восточноазиатских видов. Актуальность и целесообразность изучения горных сообществ *a priori* обосновывается следующим фактором: печеночники в большинстве своем очень требовательны к постоянному увлажнению, а склоны гор, например Сихотэ-Алиня, увлажняются муссонными ветрами.

Более или менее детальное описание горной флоры дается в работе Гамбарян (2001), посвященной печеночникам Сихотэ-Алинского заповедника. В ней приводятся сведения о распространении 89 видов, что, по-видимому, составляет около 70 % действительного таксономического разнообразия. Во флоре отсутствуют виды таких восточноазиатских родов, как *Hattorianthus*, *Trichocoleopsis*, слабо представлены виды родов *Radula*, *Porella*, но относительно многочисленны *Scapania*, *Marsupella* и другие, что свидетельствует о пограничном положении этой территории. В другой работе, посвященной мохообразным верхних поясов гор Амуро-Удского междуречья (50—53° с. ш. и 134° в. д.), описана флора, типичная для Бореальной области, в которой присутствует лишь один восточноазиатский вид — *Mylia verrucosa* (Черданцева и др., 1997). Таким образом, при продвижении на север, несмотря на высокую влажность, термическая составляющая климата ограничивает возможности произрастания восточноазиатских видов в горах значительно раньше, чем на равнинах. Результатом является преобладание в горных флорах уже среднего Сихотэ-Алиня бореальных и арктогорных видов, в то время как наибольшее разнообразие неморальных и даже преимущественно субтропических печеночников сконцентрировано в горных системах южной части Приморского края.

Это предположение подтверждается некоторыми недавними находками, сделанными автором в ходе кратковременного исследования хребтов Ливадийского и Чандолаз, на юге Приморского края. По числу выявленных новинок четко выделяются темнохвойные сообщества Ливадийского хребта. Поясу влажных хвойных лесов (т. е. ельников и пихтарников) свойственны такие восточноазиатские таксоны, как *Trichocoleopsis sacculata*, *Bazzania japonica*, *Schistochilopsis cornuta*, *Radula auriculata* и др. Здесь же впервые в России были обнаружены *Plectocolea rosulans* (Steph.) S. Hatt., *Scapania lingulata* Steph. и *Radula tokiensis* Steph. Это исследование, носящее рекогносцировочный характер, подтверждает слабую изученность юга российского Дальнего Востока, во-первых, и актуальность изучения печеночников горных сообществ, во-вторых.

Кратко рассмотрим закономерности распределения печеночников на южных Курильских островах. По результатам проведенных нами исследований в последние два года на островах Кунашир, Шикотан и Итуруп составлены списки, насчитывающие более 100 видов печеночников для каждого острова. Найден ряд редких восточноазиатских видов, но главным оказалось то, что большинство восточноазиатских печеночников, таких как *Nipponolejeunea subalpina*, *Neohattoria herzogii*, *Nardia subclavata* (Steph.) Amakawa, *Plectocolea infusca* Mitt., *Plectocolea rosulans*, *Scapania ampliata* Steph., *Scapania parvitexta* Steph., найдены именно в темнохвойных сообществах на высотах от 300 до 700 м над ур. м. Некоторые из восточноазиатских видов спускаются почти до уровня моря, но и там привязаны к влажным ельникам из *Picea glehnii*. Широколиственные (кленовые, дубовые) леса, особенно при отсутствии кристаллических обнажений, оказались удивительно бедными. Там обнаруживаются лишь такие тривиальные голарктические виды, как *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dumort. и по обочинам дорог — *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dumort. и *Lepidozia reptans* (L.) Dumort. Таким образом, закономерности распределения видов печеночников, выраженные в Приморском крае, проявляются и на Курильских островах.

Во флоре южной части о-ва Сахалин давно было известно (Kitagawa, 1963; Yamada, 1979) нахождение ряда преимущественно восточноазиатских таксонов, таких как *Radula brunnea*, *Nipponolejeunea subalpina*, *Bazzania ovifolia*, *Frullania appendiculata*, *F. muscicola*, *Mylia verrucosa*, *Porella gracillima*, *P. grandiloba*, *P. vernicosa*. Определение небольших коллекций позволило пополнить этот список *Frullania koponenii*, *Mylia nuda*, *Nardia assamica* (Mitt.) Amakawa и *Radula constricta* (Bakalin et al., 2005). Таким образом, фракция восточноазиатских видов на Сахалине ощутимо присутствует. Однако рассмотрение ареалов этих таксонов показало, что практически все они встречаются довольно далеко за пределами Восточноазиатской области (например, *Porella gracillima* и *P. grandiloba* в Южной Сибири; *Mylia verrucosa* в северной части Амурской области, *Nardia assamica* и *Radula constricta* на Камчатке и т. п.). Таким образом, флора Южного Сахалина, будучи обогащенной рядом восточноазиатских видов, тем не менее вряд ли является «восточноазиатской» по сути. Видимо, прав П. В. Крестов (2005, см. выше), вычленяя эту территорию из состава Восточноазиатской области.

Таким образом, своеобразие флоры печеночников российского Дальнего Востока объясняется присутствием восточноазиатских видов, бóльшая часть которых концентрируется в темнохвойных горных лесах юга Приморского края и Южных Курил. Изученность печеночников юга российского Дальнего Востока в целом недостаточна. В свете вышеприведенных рассуждений представляется наиболее актуальным проведение исследований в горных системах южной части Приморского края и на южных островах Курильского архипелага.

Благодарности

Автор признателен д-ру K. Yamada (Hattori Botanical Laboratory, Japan) за проверку определения *Radula tokiensis* и В. П. Ветровой (КФ ТИГ ДВО РАН) за прочтение рукописи и ценные замечания.

Исследование частично поддержано грантами Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-05-64137), ДВО РАН (№ 06-III-А-06-153, 06-III-В-06-190, 06-III-Д-06-230) и Фондом содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Абрамов И. И. Тропические связи печеночников СССР // К. М. Сытник (отв. ред.). Флора, систематика и филогения растений. Киев, 1975а. С. 146—153.

Абрамова А. Л., Абрамов И. И. Некоторые особенности флоры печеночных мхов Дальнего Востока // К. М. Сытник (отв. ред.). Флора, систематика и филогения растений. Киев, 1975б. С. 153—160.

Абрамова Л. И., Бакалин В. А. О флоре печеночников Зейского заповедника (Амурская область) // Бюл. Московск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 2002. Т. 10. Вып. 2. С. 65—67.

Бардунов Л. В., Черданцева В. Я. Листостебельные мхи Южного Приморья. Новосибирск, 1982. 208 с.

Гамбарян С. К. История изучения печеночных мхов Дальнего Востока // Л. Н. Васильева (отв. ред.). Криптогамические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1990. С. 141—148.

Гамбарян С. К. Антоцеротовые и печеночники Южного Приморья. Владивосток, 1992. 164 с.

Гамбарян С. К. Состояние изученности печеночных мхов юга Дальнего Востока. Владивосток, 1993. 23 с.

Гамбарян С. К. Печеночники Сихотэ-Алинского заповедника (Приморский край) // Arctoa. 2001. Vol. 10. P. 31—42.

Зеров Д. К. Три нові для флори СРСР види печіночників з Приморського краю // Бот. журн. АН УРСР. 1953. Т. 10. № 1. С. 101—105.

Зеров Д. К. Porella ulophylla (Steph.) D. Zerov comb. nova у флорі СРСР // Бот. журн. АН УРСР. 1954. Т. 11. № 1. С. 70—73.

Зеров Д. К. Два нові для флори СРСР роди печіночників *Metacalypogeia* (S. Hatt.) Inoue i *Brachiolejeunea* Spruce для Радянського Далекого Сходу // Бот. журн. АН УРСР. 1965. Т. 22. № 1. С. 78—82.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А., Петелин Д. Л., Хасанов Б. Ф. Материалы к бриофлоре Буреинского заповедника (Хабаровский край) // Бюл. Московск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 6. С. 86—98.

Казановский С. Г., Потемкин А. Д. К флоре печеночных мхов хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье) // Новости систематики низших растений. 1995. Т. 30. С. 98—110.

Константинова Н. А. Изучение разнообразия печеночников в заповедниках России // Актуальные проблемы бриологии: сб. статей по материалам Междунар. совещ., посвященного 90-летию А. Л. Абрамовой. СПб., 2005. С. 104—112.

Крестов П. В. Предложения к флористическому районированию Северной Азии на основе сравнительного анализа флор на родовом уровне // В. Ю. Баркалов (ред.). Комаровские чтения. Владивосток, 2005. Вып. 51. С. 15—56.

Нюшко Т. И., Потемкин А. Д. Печеночные мхи Сахалина и Курильских островов: современное состояние изученности / О. М. Афонина и др. (ред.). Актуальные проблемы бриологии: сб. статей по материалам Междунар. совещ., посвящ. 90-летию А. Л. Абрамовой. СПб., 2005. С. 135—142.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.

Флора СССР. Алфавитные указатели к тт. I—XXX / Е. Г. Бобров, Н. Н. Цвелёв (ред.). М.; Л., 1964. 264 с.

Черданцева В. Я., Гамбарян С. К., Осипов С. Ю. Мохообразные верхних поясов гор Амуро-Удского междуречья (Дальний Восток) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 1. С. 54—62.

Черданцева В. Я., Егорова Л. Н. Памяти Стеллы Казаровны Гамбарян // Arctoa. 2001. Vol. 10. P. 237—242.

Bakalin V. A. New data on distribution of liverworts on Kamchatka Peninsula (North-West Pacific, Russia) // Arctoa. 2005. Vol. 14. P. 49—56.

Bakalin V. A., Cherdantseva V. Ya., Gorobets K. V., Harpel H. Contributions to the knowledge on liverworts of Sakhalin Island (West Pacific) // Arctoa. 2005. Vol. 14. P. 36—48.

Bischler H. Plagiochasma Lehm. et Lindenb. III. Les taxa d'Asie et d'Oceanie // J. Hattori Bot. Lab. 1979. N 45. P. 25—79.

Herzog T. Die Geographie der Moose. Jena, 1926. 439 p.

Ignatov M. S., Afonina O. M. (eds). Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. N 1—2. P. 1—85.

Kitagawa N. Hepaticae of Sakhalin // Acta Phytotax. Geobot. 1963. Vol. 19. N 4—6. P. 146—152.

Konstantinova N. A., Potemkin A. D., Schljakov R. N. Check-list of the *Hepaticae* and *Anthocerotae* of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. N 1—2. P. 87—127.

Konstantinova N. A., Bakalin V. A., Potemkin A. D., Ignatov M. S. Hepatic flora of the Upper Bureya River (Russian Far East) // Arctoa. 2002. Vol. 11. P. 393—398.

Koponen T., Jarvinen I., Isoviita P. Bryophytes from the Soviet Far East, mainly the Khabarovsk Territory // Ann. Bot. Fenn. 1978. Vol. 15. P. 107—121.

Lindberg S. O. Contribution ad floram cryptogamam Asiae boreali-orientalis // Acta Societatis Scientarum pro Fauna et Flora Fennica. 1875. Vol. 10. P. 223—280.

Regel E. Tentamen Florae Ussuriensis oder Versuch einer Flora des Ussuri-Gebietes // Mem. Acad. Imp. Sci. St. Petersbourg, Ser. 7. 1861. Vol. 4. N 4. P. 178—185.

Schmidt F. B. Reisen im Amur-Lande und auf der Kaiserlich-Russischen Geographischen Gesellschaft ausgefuhrcht // Mem. Acad. Imp. Sci. St. Petersbourg, Ser. 7. 1869. Vol. 12. N 2. P. 74—75.

Schuster R. M. The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America. New York; London, 1969. Vol. 2. 1062 p.

Schuster R. M. The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America. New York; London, 1992. Vol. 6. 937 p.

Vana J., Ignatov M. S. Bryophytes of Altai Mountains. V. Preliminary list of the Altaian hepatics // Arctoa. 1995. Vol. 5. P. 1—13.

Yamada K. A revision of Asian taxa of *Radula*, *Hepaticae* // J. Hattori Bot. Lab. 1979. N 45. P. 201—322.

SUMMARY

More than 200 species of liverworts have been revealed in the southern Russian Far East. Peculiarities and taxonomic richness in the territory are determined by presence of East-Asian taxa concentrated in spruce and fir mountain forests of the southern Primorie Territory and the southern Kurils. The investigation of these areas seems to be relevant. This supposition is confirmed by studying of two mountain ranges in the southern Primorie Territory.

УДК 581.4 : 582.766 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 10

© И. А. Савинов

ЭВОЛЮЦИЯ ЦВЕТКА В ПОРЯДКЕ *CELASTRALES*

I. A. SAVINOV. FLORAL EVOLUTION IN THE *CELASTRALES* ORDER

Московский государственный университет прикладной биотехнологии
109316 Москва, ул. Талалихина, 33
Факс (495) 677-03-50
E-mail: savinovia@mail.ru
Поступила 31.05.2007
Окончательный вариант получен 13.05.2008

Представлен новый фактический материал по развитию и структуре цветка ряда таксонов, сближаемых друг с другом согласно последним молекулярно-генетическим исследованиям — сем. *Celastraceae*, родов *Brexia* и *Parnassia*. Рассматривается проблема морфологической интерпретации нектарного диска цветка бересклетовых и нектарников-стаминодиев цветков *Brexia* и *Parnassia*. Показано позднее формирование таких структур в ходе морфогенеза цветка, когда все основные его части (околоцветник, андроцей и гинецей) уже сформированы. Продемонстрирована возможность независимого формирования нектарного диска и нектарников-стаминодиев в ходе эволюции древних *Rosidae*. У разных представителей порядка *Celastrales* выявлены признаки, свидетельствующие об эволюционной тенденции к высшим сростнолепестным двудольным.

Ключевые слова: *Celastrales*, *Celastraceae*, *Stackhousiaceae*, *Brexia*, *Parnassia*, морфогенез цветка, спайнолепестность, нектарный диск, нектарники-стаминодии.

Бурное развитие методов молекулярной систематики за последние 15 лет сильно видоизменило системы практически всех порядков и семейств цветковых растений. Порядок *Celastrales*, включающий ранее (по Тахтаджяну, 1987) 12 семейств, у большинства современных авторов рассматривается в составе семейств *Celastraceae* (incl. *Brexia*), *Parnassiaceae* и *Lepidobotryaceae* (APG, 2003; Simmons, 2004a, b), что отражает главным образом результаты молекулярно-генетических исследований. В новых вариантах системы покрытосеменных, учитывающих и морфологические признаки, эти таксоны располагаются рядом (Takhtajan, 1997; Thorne, 2000).

Порядок бересклетовых занимает ключевое место в системе покрытосеменных. Еще Н. И. Кузнецов (1936), помещая его среди группы свободнолепестных двудольных — Dialypetalae, отмечал у отдельных его представителей выраженную тенденцию к высшим спайнолепестным двудольным. Особенно ярко это выразилось в цветке растений сем. *Stackhousiaceae*. Исследование ранних этапов морфогенеза цветка приобретает особую значимость в современной биологии, поскольку уже вскрыты молекулярно-генетические основы структурного разнообразия цветков (Тиходеев, 2001) и создана модель их развития ABC (Coen, Meyerowitz, 1991). Вместе с тем у представителей порядка *Celastrales* сравнительно хорошо была изучена только структура зрелых, сформированных цветков (Berkeley, 1953; Douglas, 1957; Карташова, 1965; Matthews, Endress, 2005) и практически не исследованы процессы закладки и развития отдельных цветковых элементов.

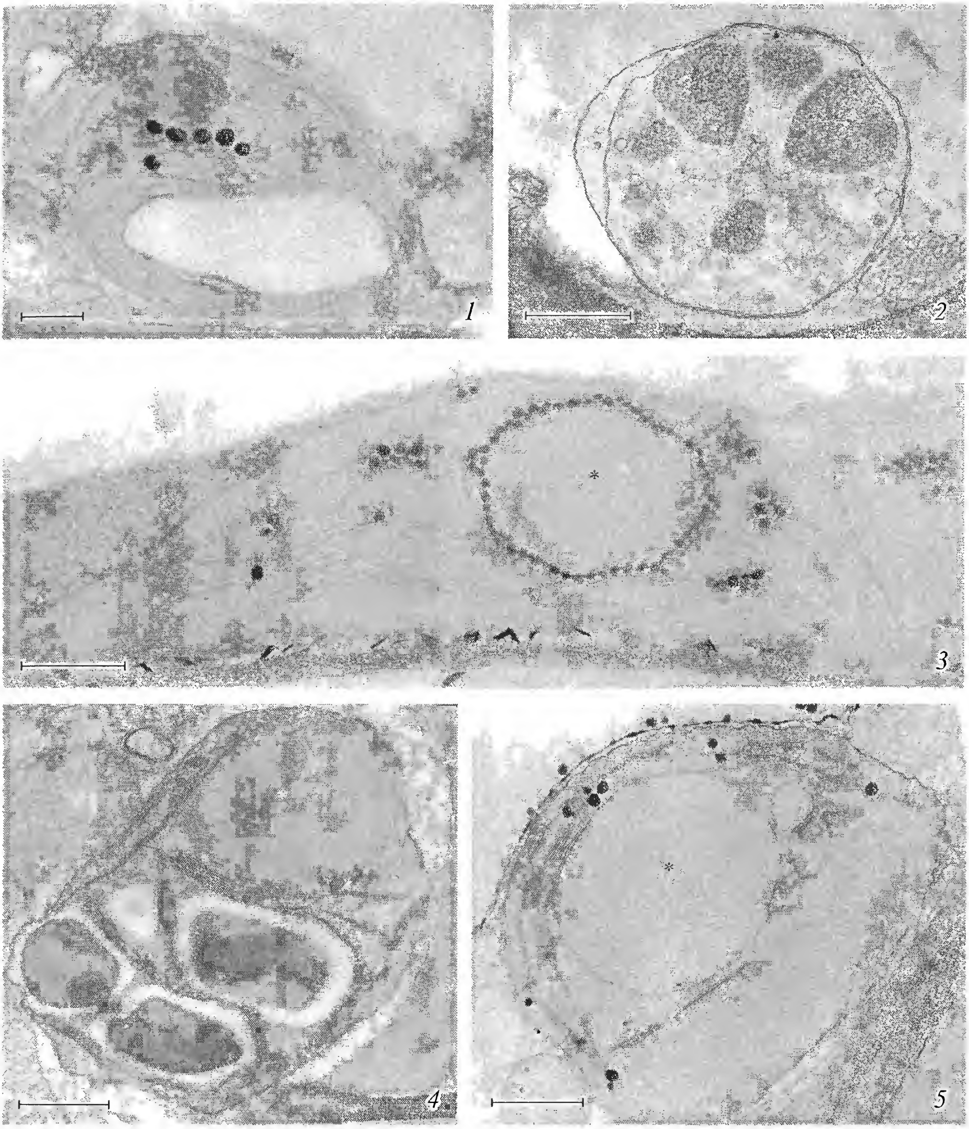


Таблица I. Гомогенные белковые включения в пластидах.

1 — гомогенное включение в строме у *Linum flavum*; *2* — то же, разделенное на отдельные секторы у *Neottia nidus-avis*; *3* — гомогенное включение, окруженное осмиофильными платоглобулами у *Zygophyllum rosowii*; *4* — гомогенное включение, ограниченное мембраной у *Morus alba*; *5* — то же и фибриллярное включение геликоидной структуры у *Myosotis sylvestris*. Белковые включения отмечены звездочкой. Масштабная линейка — 0.5 мкм.

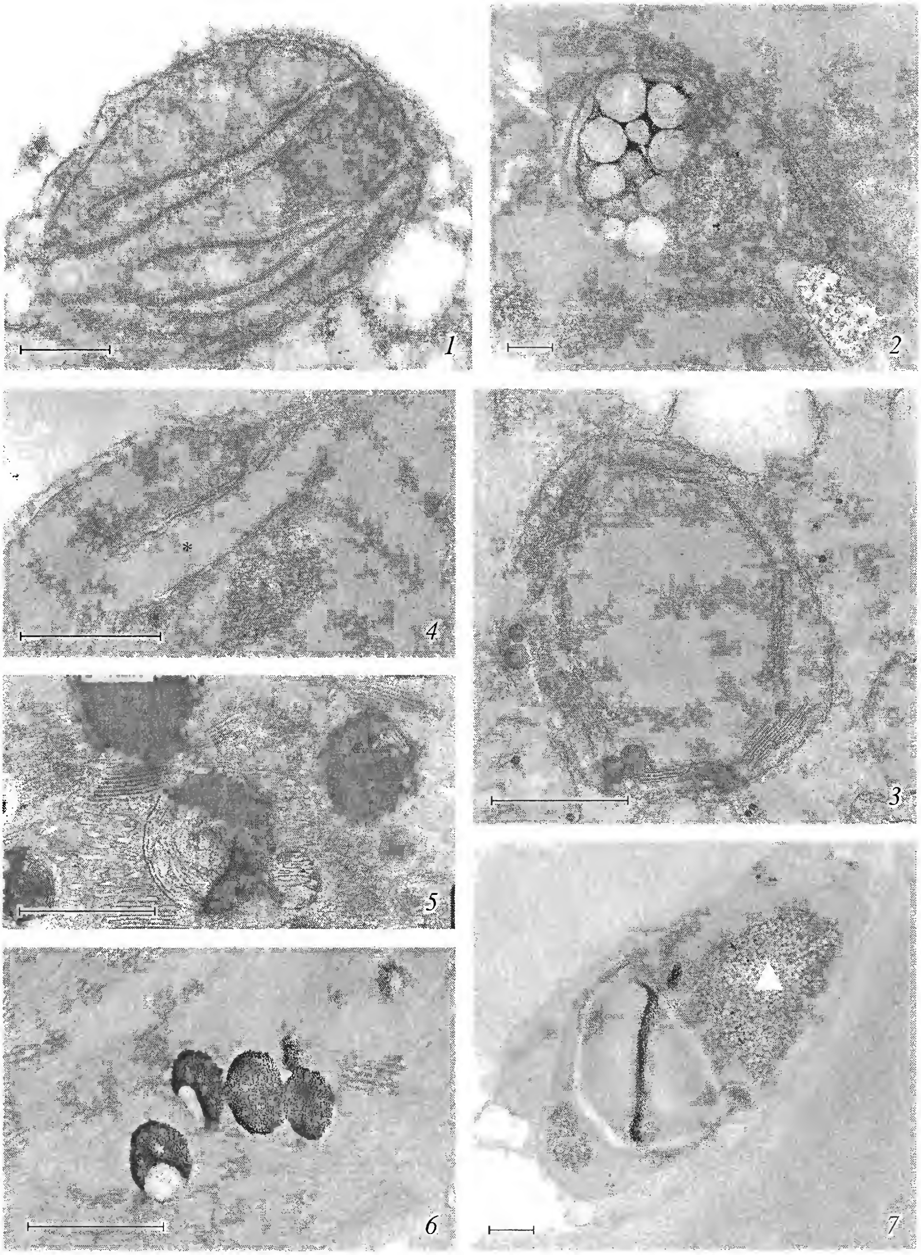


Таблица II. Кристаллические и фибриллярные белковые включения в пластидах.

1, *2* — кристаллические включения в строме пластиды у *Phellodendron amurense* (*1*) и *Citrus limonum* (*2*); *3* — кристаллическое включение, ограниченной мембраной, в пластиде *Theobroma cacao*; *4* — кристаллическое и фибриллярное, ограниченное мембраной, включения в пластиде *Viola hirta*; *5* — пластоглобулы с мембранными накрутками *Trochodendron aralioides*; *6* — осмиофильные пластоглобулы с электронно-прозрачной полостью у *Viola rupestris*; *7* — зернистые отложения в пластиде *Hibiscus tiliaceus*. Треугольником отмечены зернистые отложения. Остальные обозначения те же, что в табл. I. Масштабная линейка — 0.5 мкм.

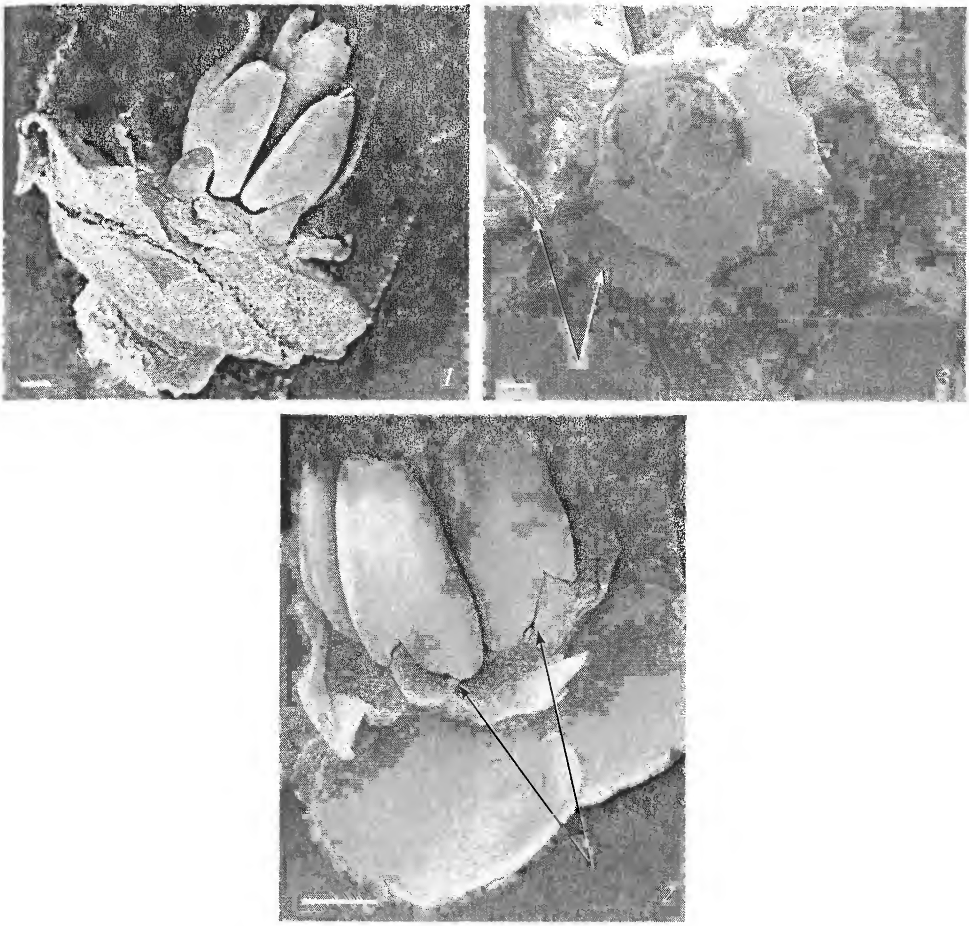


Таблица I. Отдельные стадии морфогенеза цветка *Brexia madagascariensis*.

1 — бутон *B. madagascariensis* 3 мм дл., *2* — бутон *B. madagascariensis* 5 мм дл., *3* — структура нектарника-стаминодия *B. madagascariensis* в зрелом цветке, вид сверху. Масштабные линейки: *1* — 200 мкм; *2* — 1 мм; *3* — 300 мкм.

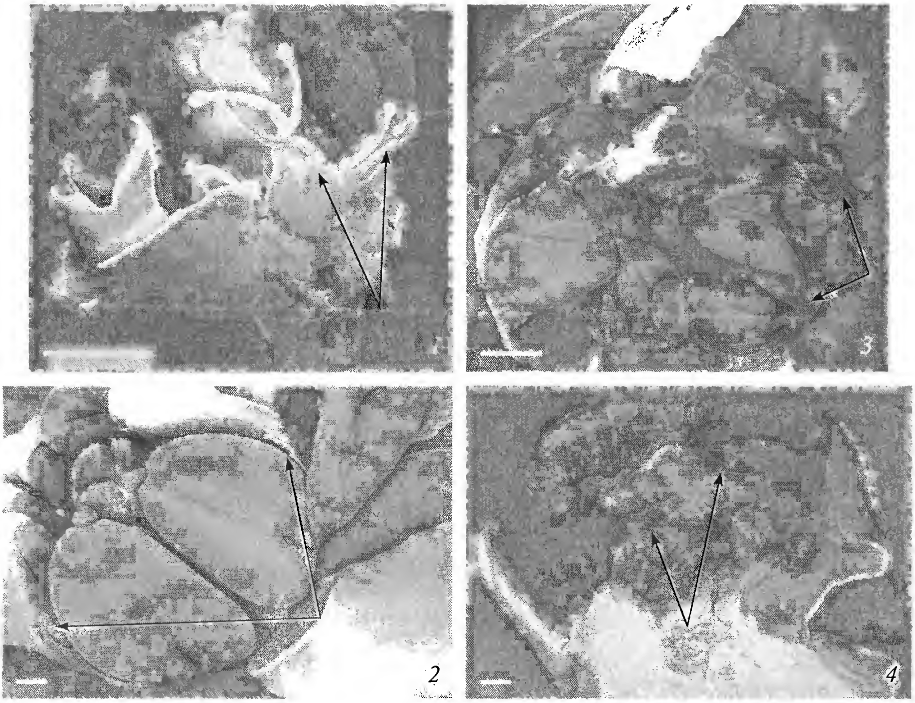


Таблица II. Отдельные стадии морфогенеза цветка *Parnassia palustris* и нектарный диск в цветке *Euonymus miniata*.

1 — бутон *Parnassia palustris* 3 мм дл., *2* — бутон *P. palustris* 5 мм дл., *3* — структура нектарника-стаминодия *P. palustris* в зрелом цветке, *4* — поверхность нектарного диска в цветке *Euonymus miniata*. Стрелками показаны нектароносные структуры. Масштабные линейки: *1*, *3* — 1 мм; *2*, *4* — 200 мкм.

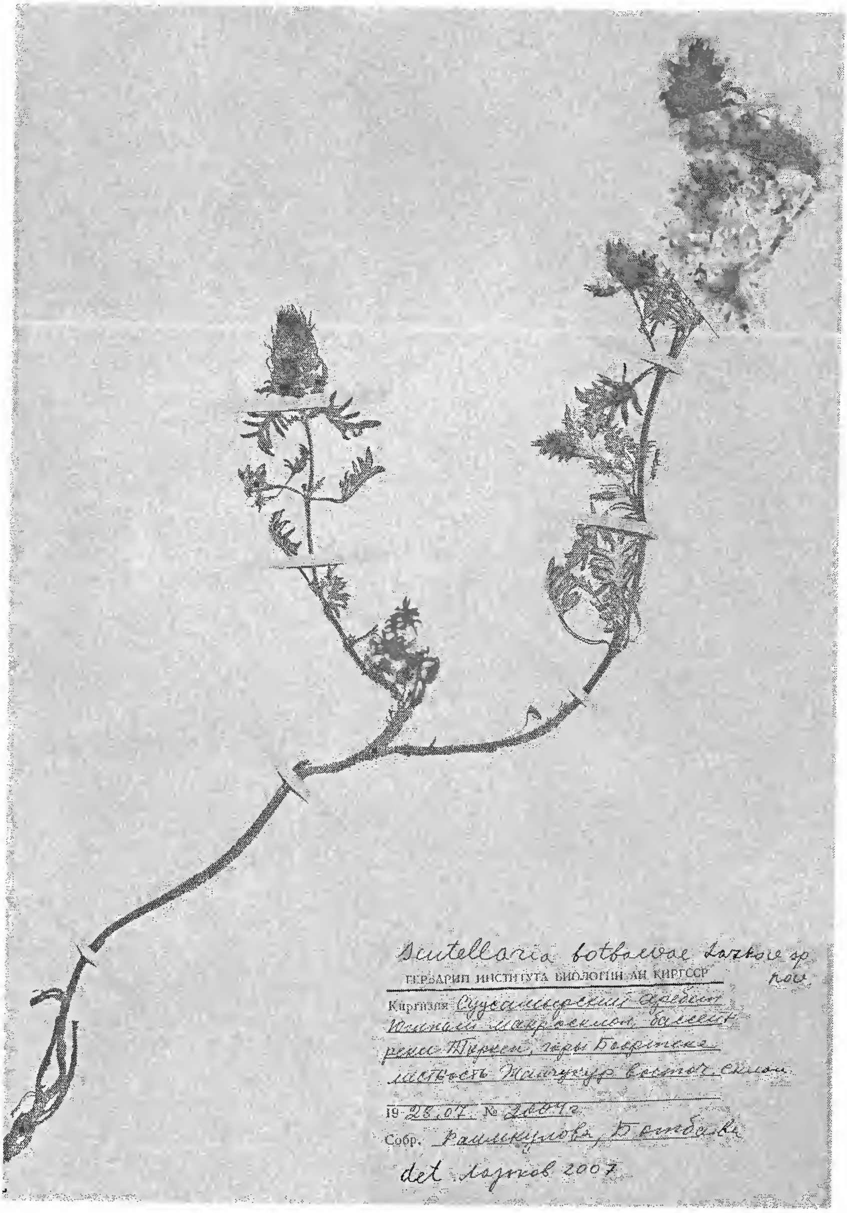
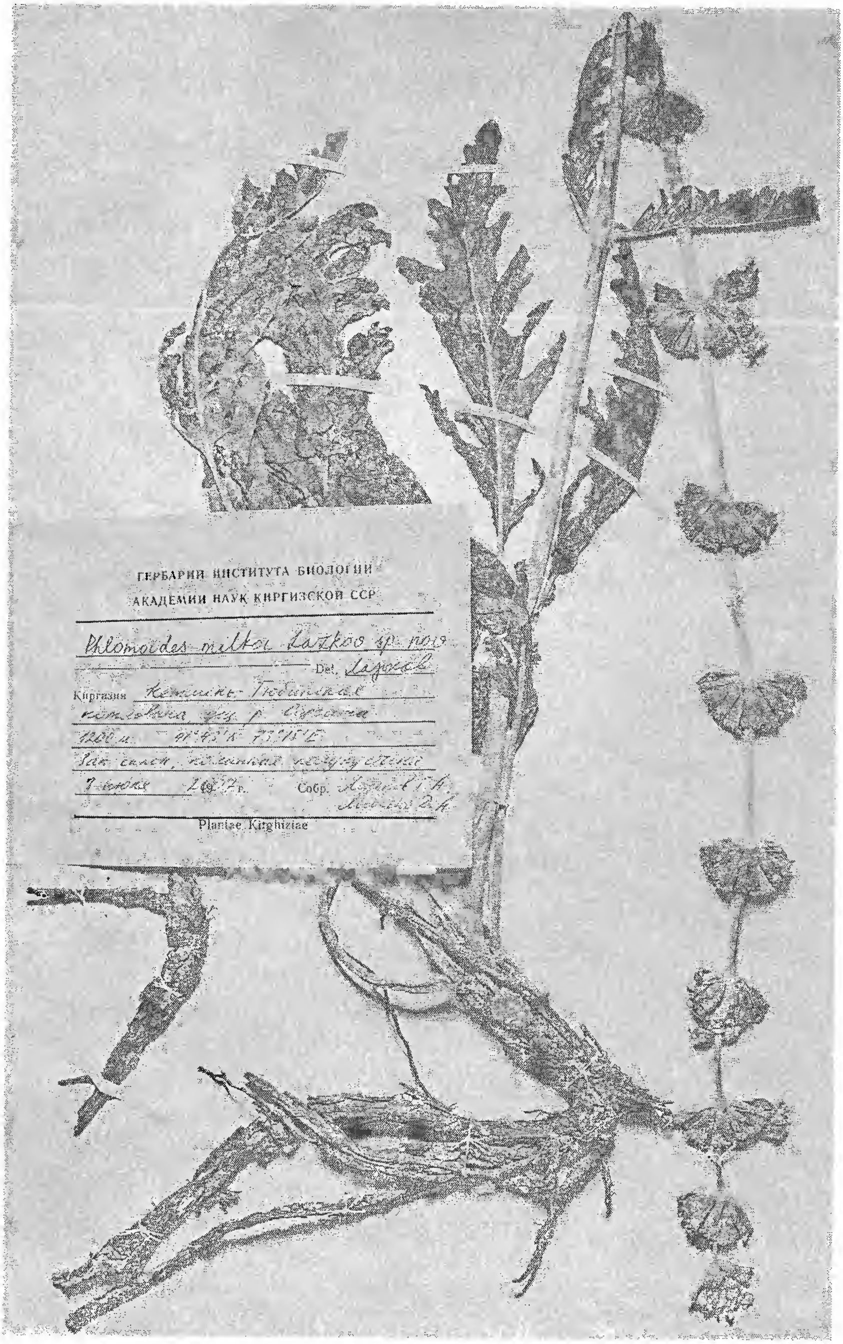

Scutellaria botbaevae Lazkov sp. nov.
ГЕРБАРИЙ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ АН КИРГССР
Киргизия Сусамырский хребет, южный макросклон, бассейн реки Тюркен, горы
восточ. склон
19 28.07. № 2007 г.
Собр.
det Лазьков 2007

Таблица I. Типовой образец *Scutellaria botbaevae* Lazkov.

К с. 1598



ГЕРБАРИЙ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ
АКАДЕМИИ НАУК КИРГИЗСКОЙ ССР

Phlomoides milkoi Lazkov sp. nova
Det. Lazkov
Киргизия [illegible]
[illegible]
1200 м [illegible]
[illegible]
7 июня 2017 г. Собр. [illegible]
Plantae Kirghiziae

Таблица II. Типовой образец *Phlomoides milkoi* Lazkov.

К с. 1599

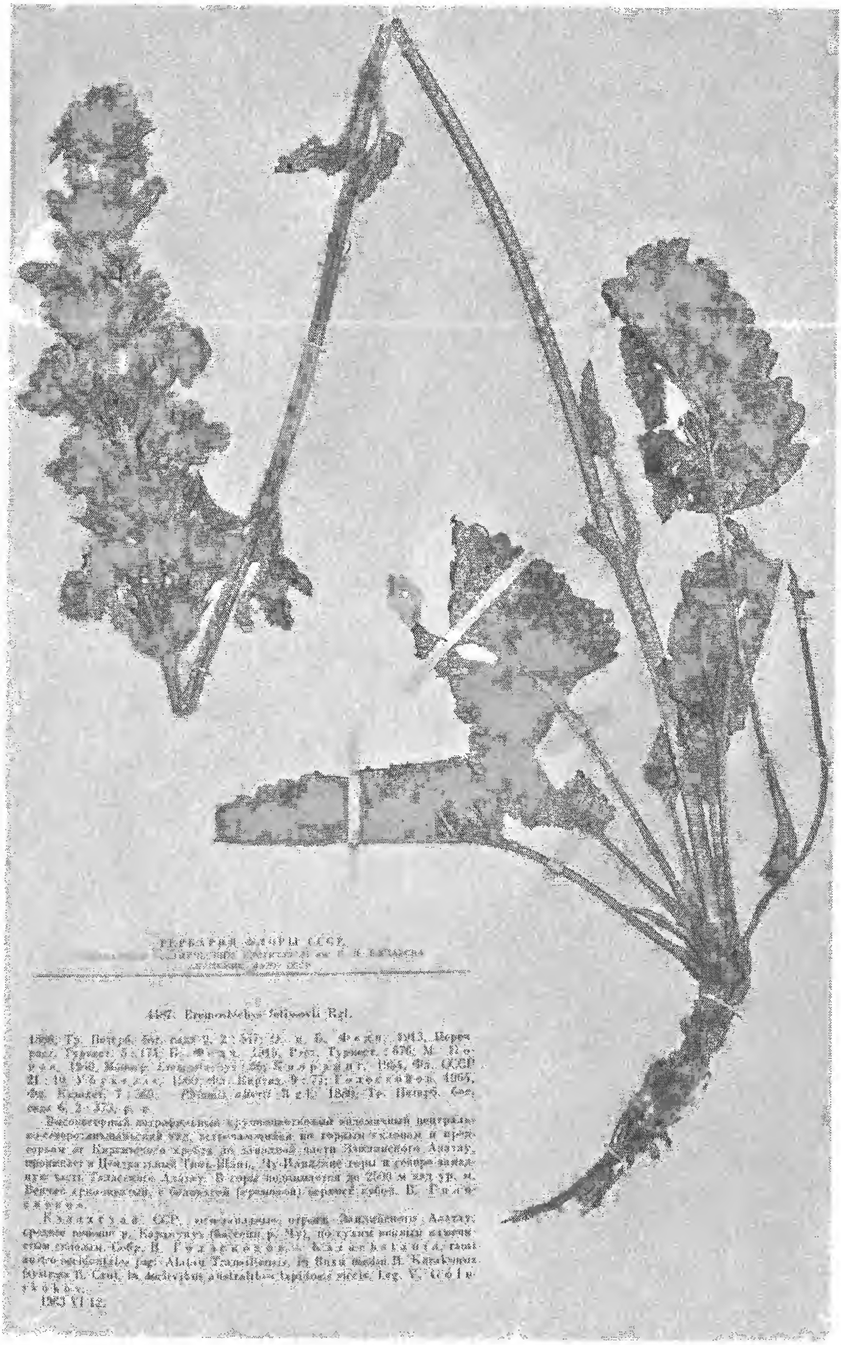
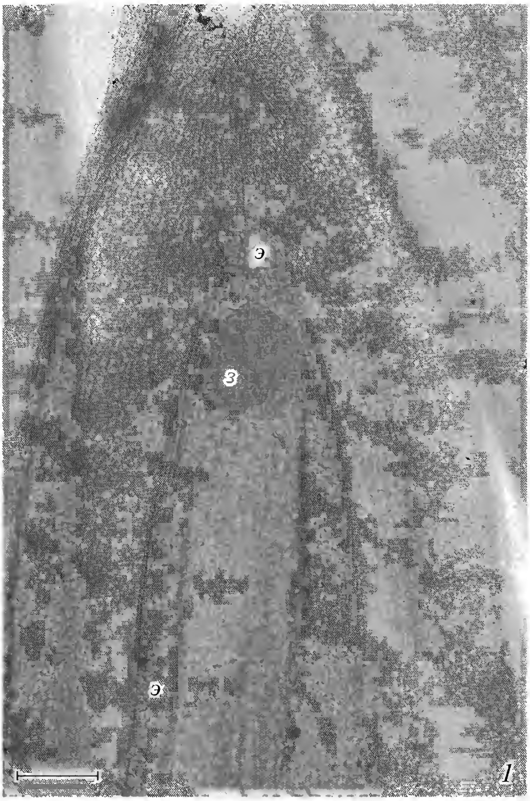
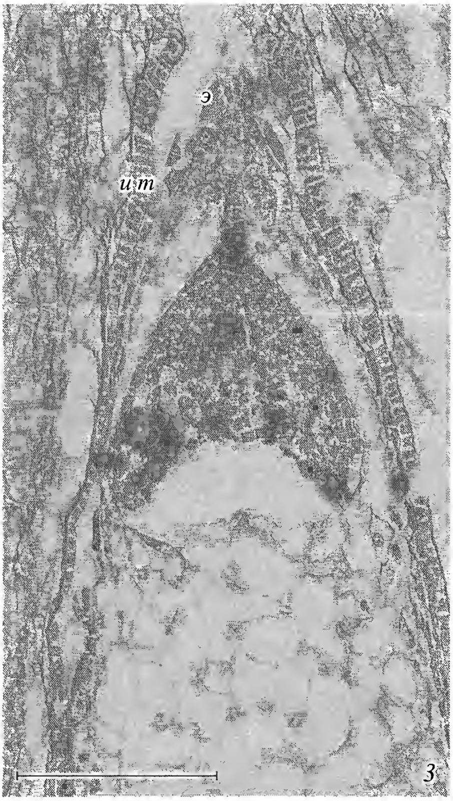


Таблица III. Типовой образец *Phlomoides goloskokovii* Lazkov.

К ст. О. Н. Вороновой, с. 1621





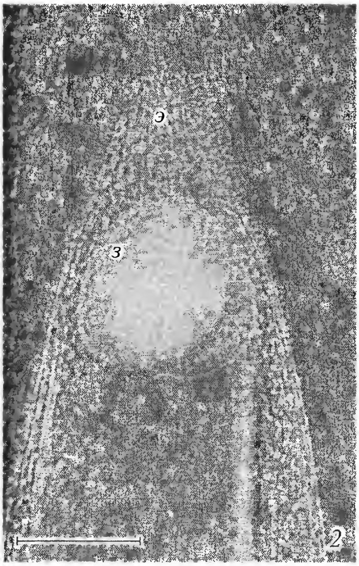


Таблица. Препараты семязачатка с развивающимся зародышем у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.).

1 — часть препарата семязачатка подсолнечника, полученного методом просветления, виден развивающийся сердечковидный зародыш и вокруг него зона клеткообразования в эндосперме; *2* — то же более крупно, фотография сделана с цветовой инверсией; *3* — тот же зародыш на продольном срезе на постоянном препарате, окраска толуидиновым синим. *з* — зародыш, *и т* — интегументальный тапетум. э — эндосперм. Масштабная линейка — 200 мкм.

Материал и методика

Объектами исследования стали бутоны и цветки разных представителей сем. *Celastraceae*, родов *Brexia* и *Parnassia* (всего изучено 36 видов, см. список). Морфологический анализ цветков проведен на живых растениях в природе и культуре, а также на гербарном материале (LE, MW, MHA, KW, W, K, E). Бутоны и цветки были зафиксированы в 70%-м этиловом спирте, затем изучены с помощью световой (бинокуляр МБС-2, микроскоп МББ-1 при увеличении × 3.5 и × 10) и сканирующей электронной микроскопии (LEO 1430 VP) в лаборатории физиологии иммунитета растений ГБС РАН. Микропрепараты фотографировали цифровой фотокамерой «SONY Cyber-shot DSC-W1».

Материал для изучения процессов развития цветка по роду *Brexia* был получен из оранжерейных коллекций ботанического сада БИН РАН (С.-Петербург), по виду *Parnassia palustris* L. — с живых растений приморских лугов Белого моря (Республика Карелия), по отдельным видам сем. *Celastraceae* — с живых растений дендрария и оранжерей ГБС РАН (Москва), парка БИН РАН (С.-Петербург), а также собраны в природе на территории Европейской России (табл. 1).

В работе использована современная морфологическая терминология (Weberling, 1989).

ТАБЛИЦА 1

Список изученных видов

Вид	Бутоны	Цветки	Источник получения
Brexia madagascariensis Thouars ex Ker-Gawl.	+	+	Оранжереи БИН РАН
Parnassia bifolia Nekr.		+	LE
P. cabulica Planch. ex C. B. Clarke		+	MW
P. californica (A. Gray) Greene		+	MHA
P. chinensis Franch.		+	LE
P. crassifolia Franch.		+	LE
P. davidi Franch.		+	LE
P. delavayi Franch.		+	LE
P. dilatata Hand.-Mazz.		+	MHA, LE
P. faberi Oliv.		+	LE
P. filchneri Ulbr.		+	LE
P. fimbriata Banks		+	MHA
P. foliosa Hook. f. & Thoms		+	MHA, MW, LE
P. gansuensis T. C. Ku		+	MHA
P. glauca Raf.		+	MHA
P. kotzebuei Cham.		+	MHA
P. laxmannii Pall.		+	LE
P. lutea Batalin		+	LE
P. monochorifolia Franch.		+	LE
P. montanensis Fernald & Rydb.		+	MHA
P. mysorensis Heyne		+	LE
P. nubicula Wall.		+	MHA
P. nummularia Maxim.		+	LE
P. oreophila Hance		+	MHA, LE
P. palustris L. s. l.	+	+	MHA, MW, LE, в природе
P. parviflora DC.		+	MHA

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Бутоны	Цветки	Источник получения
Parnassia scaposa Mattf.		+	LE
P. setchuensis Franch.		+	LE
P. wightiana Will.		+	LE
Catha edulis Forst.		+	Оранжереи ГБС РАН
Celastrus orbiculata Thunb.	+	+	Дендрарий ГБС РАН
Euonymus europaea L.	+	+	То же
E. miniata Tolm.	+	+	Парк БИН РАН
E. verrucosa Scop.	+	+	То же
Tripterygium regelii Sprague & Takeda	+	+	Дендрарий ГБС РАН
Salacia amplifolia Merr. ex Chun et How		+	MHA

Результаты исследования

Структура зрелых цветков *Brexia* и *Parnassia*

Цветки брексии (*Brexia madagascariensis* Thouars ex Ker-Gawl.) (рис. 1, *а*), небольшого вечнозеленого дерева из Мадагаскара, располагаются в пазушных дихазиальных соцветиях (простых, многочленных и зонтиковидных), довольно крупные (25—30 мм в диам.), актиноморфные и обоеполые, по форме широкобокаловидные, на относительно длинной (около 7 мм) цветоножке. Цветоложе короткое, уплощенное. Чашечка из 5 сросшихся чашелистиков, каждый из которых усеченно-яйцевидной формы. Венчик состоит из 5 свободных, широкоовальных лепестков. Цветок содержит 5 свободных тычинок, в одном кругу с 5 рожковидными стаминодиями. Пыльники стреловидные, сближенные к столбику, базально прикрепленные. Нектарники-стаминодии образуют один круг с тычинками, морфологически едины, поскольку образуют кольцо вокруг центра цветка. Вот почему во многих работах эта структура называется околопестичным нектарным диском (Камелина, 1988; Simmons, 2004а). Между основаниями двух соседних тычинок нектарники формируют своеобразную рожковидную структуру, в центре которой имеются еще 4 секреторных выроста. Изучение нектарников на поперечном срезе показало, что они несут крупный центральный проводящий пучок, как и тычинки. Нектарники состоят из эпидермиса с устьицами и многослойной железистой основной ткани. Проводящая система образована флоэмной паренхимой. По-видимому, нектарники закладываются на ранних стадиях развития частей цветка, поскольку в незрелом плотном бутоне они уже полностью оформлены. Кроме того, они представляют собой очень устойчивую структуру во времени, поскольку сохраняются в отцветшем цветке. Гинецей синкарпный, из 5 плодолистиков. Завязь верхняя, 5-гранная и 5-гнездная. Стенка завязи дифференцирована на две зоны: наружную флобафенсодержащую и внутреннюю, образованную светлыми паренхимными клетками. В каждом гнезде завязи по 5 анатропных семязачатков. Столбик один. Рыльце 5-лопастное.

Виды белозора (*Parnassia* L.) представляют собой мелкие многолетние розеточные травянистые растения с довольно крупными одиночными цветками (рис. 1, *б*), растущими в Голарктике. Цветки обоеполые, обычно актиноморфные или слабо зигоморфные, 5-членные. Околоцветник двойной, чашечка образована 5 свобод-

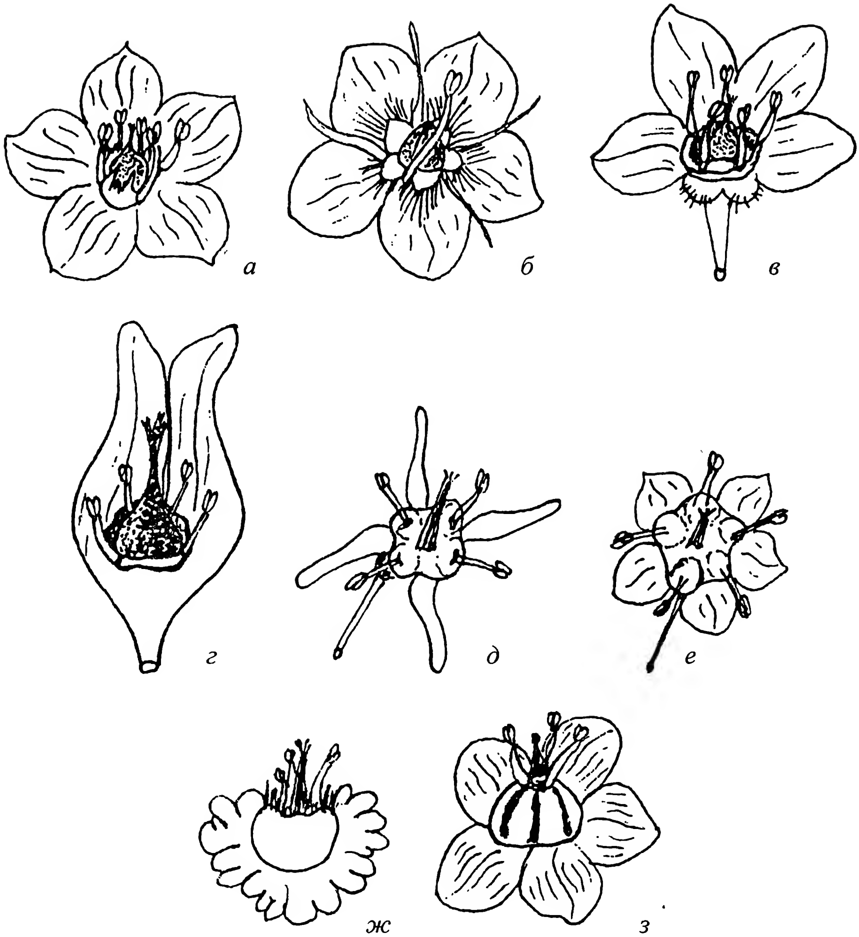


Рис. 1. Морфологическое разнообразие цветков в порядке *Celastrales*.

а — *Brexia madagascariensis*, *б* — *Parnassia palustris*, *в* — *Catha edulis*, *г* — *Celastrus orbiculata*, *д* — *Euonymus europaea*, *е* — *E. miniata*, *ж* — *Helictonema velutinum*, *з* — *Salacia amplifolia*.

ными чашелистиками, венчик представлен 5 свободными лепестками, гладкими (*P. glauca*, *P. palustris*) или реснитчатыми (*P. foliosa*) по краю. Следующий круг формируют 5 нектарников-стаминодиев, чередующихся с 5 тычинками, расположенными во внутреннем круге. Гинецей синкарпный в основании, затем переходит в паракарпный и одногнездный, образован срастанием 3—4(5) плодолистиков. Завязь верхняя или полунижняя.

Стаминодии состоят из лепестковидного придатка, несущего три или более реснитчатых структуры, заканчивающиеся на конце шаровидными образованиями — нектарными железками. Ножка такой железки образована сильно вытянутыми клетками, а сама шаровидная головка — вытянутыми клетками по краю и мелкими секреторными клетками в центре. Весьма необычная особенность нектарников-стаминодиев в роде *Parnassia* — их необычная устойчивость во времени, уже после цветения. Они сохраняются в созревающем плоде-коробочке, становясь жесткими. Подобную картину можно наблюдать у *Brexia madagascariensis*.

Таким образом, морфологическое разнообразие цветков *Parnassia* во многом определяется формой и структурой лепестков и стаминодий. Зигоморфия в структуре цветка у разных видов возникает вследствие асимметрии частей околоцветника (особенно лепестков) и гинецея.

Морфогенез цветков *Brexia* и *Parnassia*

Рассматриваемые нектарники-стаминодии формируются довольно рано в процессе развития цветка (однако уже после формирования остальных частей цветка). У *Brexia* в бутонах 3 мм дл. тычинки плотно сомкнуты и выросты между ними еще отсутствуют, а у бутонов 5 мм дл. тычинки расставлены и между ними (в основании самих тычинок) появляются два маленьких рожковидных выроста (табл. I, *1*—*3*). У *Parnassia* даже в молодом бутоне 3 мм дл. реснитчатые выросты между тычинками хорошо просматриваются, причем они располагаются на лепестковидной платформе, а в бутоне 5 мм дл. структура стаминодия полностью сформирована (табл. II, *1*—*3*). Существенно, что: 1) стаминодии в цветках белозора закладываются позднее тычинок; 2) характерная структура стаминодий закладывается уже в молодом бутоне и явление срастания его частей уже не наблюдается. Вероятно, в данном случае имеет место конгенитальное срастание частей цветка на ранних стадиях развития. В бутонах перед распусканием тычинки широко расставлены и рожковидные (у брексии) или реснитчатые (у белозора) выросты стаминодий заметно выступают от основания бутона, уже готовые к встрече потенциальных опылителей во время раскрывания цветка.

Морфология нектарного диска цветка *Celastraceae*

Наличие нектарного диска в цветке представителей сем. *Celastraceae* можно считать одной из наиболее ярких морфологических особенностей группы. Он исключительно разнообразен по форме и структуре и, вероятно, имеет разное происхождение в родах семейства, что затрудняет его морфологическую интерпретацию (рис. 1, *в*—*з*; табл. II, *4*). Ниже перечислены основные критерии его описания: 1) цельный или лопастной; 2) погруженный в завязь или свободный от нее; 3) по форме: выпуклый воротничок (валик) вокруг центра цветка, плоская платформа, чашевидный, нитевидный; 4) по топографии: связан с андроцеем (основаниями тычинок), гинецеем, венчиком; 5) по консистенции: мясистый или пленчатый; 6) поверхность: гладкая, с трихомами (папиллы и волоски). Наибольшее морфологическое разнообразие нектарного диска наблюдается у представителей подсем. *Hippocrateoideae*. Здесь он сильно разрастается (при этом сохраняются только 3 тычинки из 5, характерных для цветка большинства видов *Celastraceae*), и в типичном случае в форме широкой чаши (иногда лопастной) заключает в себе андроцей и гинецей, формируя андрогинофор и андрогинодискофор. Следы редукции членов андроцея среди представителей подсем. *Hippocrateoideae* демонстрируют данные васкулярной анатомии. Крайне редко наблюдается редукция диска (*Pristimera*) или он отсутствует вовсе (*Bequaertia* и *Campylostemon*).

Приведем краткие описания морфологии нектарного диска у ряда представителей семейства: *Catha edulis* Forst. Диск в форме воротничка; *Celastrus orbiculata* Thunb. В колокольчатом цветке диск расположен в основании и имеет вид воротничка; *Euonymus europaea* L. Диск в форме выпуклой платформы; *E. miniata* Tolm. Диск в форме слегка выпуклой, слаболопастной платформы; *E. verrucosa* Scop. Диск в форме плоской платформы, 4-гранный; *Tripterygium regelii* Sprague

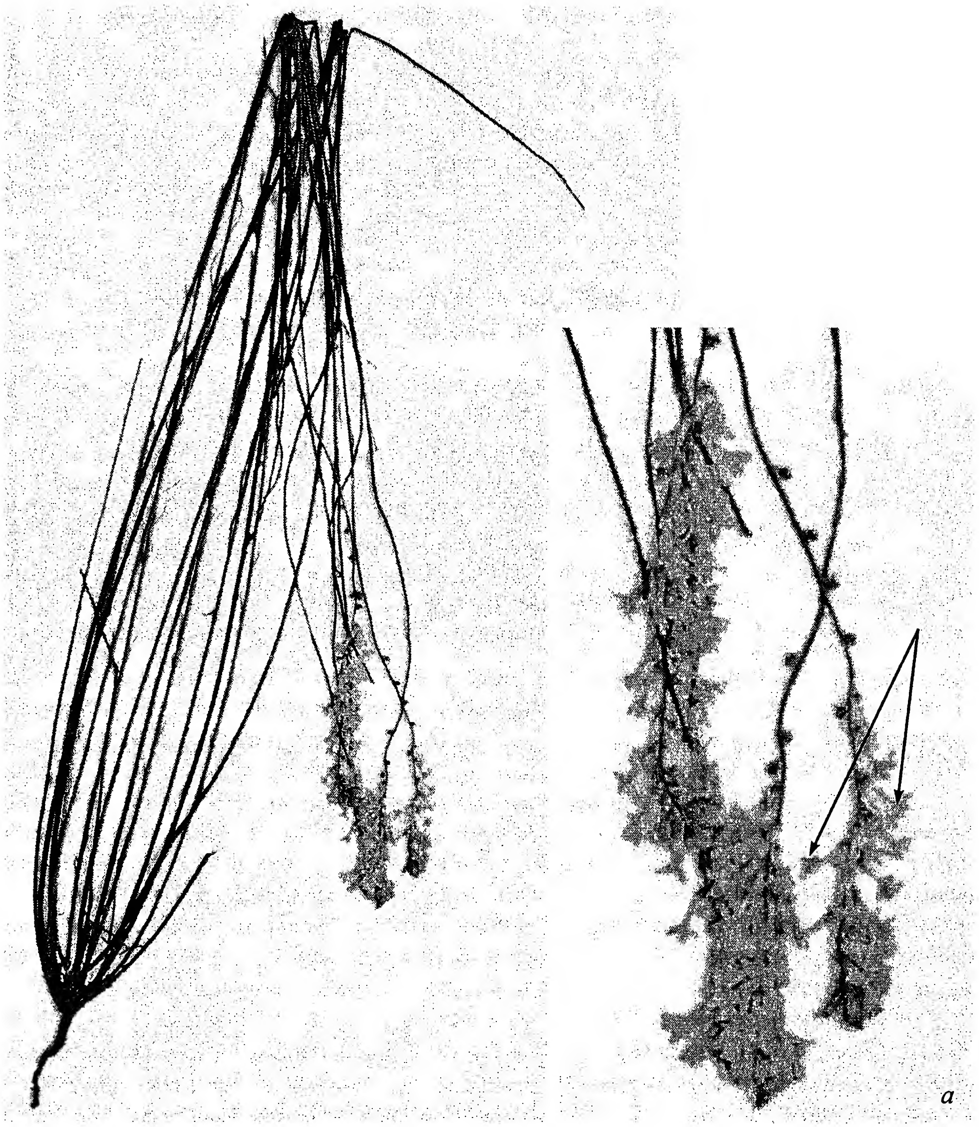


Рис. 2. Гербарный образец *Stackhousia huegelii* Endl. (K), на котором хорошо видна трубка венчика у цветков (*a*).

et Takeda. Диск в форме слегка выпуклого круга; *Helictonema velutinum* (Afzel.) N. Hallé. Верхняя часть диска в форме чаши, заключает в себя андроцей и гинецей, нижняя часть многократнолопастная, состоит из долей (по материалам Robson et al., 1994); *Salacia amplifolia* Merr. ex Chum et How. Диск в форме широкой чаши, сильно выступающей в цветке. Андроцей и гинецей в цветке расположены на верхушке диска.

Представители близкого к *Celastraceae* сем. *Stackhousiaceae* отличаются ярко выраженной зигоморфией цветка и формированием трубки венчика (рис. 2, *a*).

О морфогенезе нектарного диска в цветке *Celastraceae*

Данные литературы и результаты собственных исследований достоверно свидетельствуют о том, что нектарный диск в цветке бересклетовых формируется уже после заложения структуры околоцветника, андроцея и гинецея. В его образовании участвуют основания заложившихся тычинок, лепестков и чашелистиков. В бутоне он имеет вид выпуклой платформы или чаши, над которой возвышаются тычинки и пестик.

Возможность гомологизации нектарного диска и нектариков-стаминодиев

Нектарный диск представителей сем. *Celastraceae* в структурно-функциональном отношении сильно отличается от нектариков *Brexia* и *Parnassia* (табл. 2). Его формирование у бересклетовых (на примере ряда видов *Euonymus*, *Celastrus* и *Paxistima*) происходило в ходе срастания аппендикулярных органов цветка — чашелистиков, лепестков и тычиночных нитей; нижнюю часть образует выпуклый слой диска, расположенный несколько выше цветоложа. В ходе формирования такой структуры также вероятна редукция тычинок (Berkeley, 1953; Карташова, 1965). Впрочем, не исключено образование нектарного диска в сем. *Celastraceae* различными способами, что было продемонстрировано на примере многих групп

ТАБЛИЦА 2

Сравнительная характеристика флоральных нектарников рассматриваемых таксонов

Таксоны Признаки	*Brexia madagascariensis*	*Parnassia palustris*	*Corynocarpus laevigata*	«Типичное» *Celastraceae*
Цветок	5-членный, актиноморфный $*K_5C_5A_{5+5}G_{(\underline{5})}$	5-членный, с элементами зигоморфии $*K_5C_5A_{5+5}G_{(\underline{4})}$	5-членный, актиноморфный $*K_5C_5A_{5+5}G_{(\underline{1})}$	(3)4—5-членный, актиноморфный, иногда с элементами зигоморфии $*K_{4-5}C_{4-5}A_{3-5}G_{(\underline{2-5})}$
Морфология нектарника	Рожковидные (нитевидные) межтычиночные нектарники	Чередующиеся с 5 тычинками 5 крупных нектарников-стаминодиев в виде лепестковидных придатков с прозрачными стебельчатыми железками по краю	Чередующиеся с тычинками нектарники-стаминодии в форме небольших округлых железок, несущих лепестковидные придатки	Имеет вид цельного или лопастного нектарного диска
Анатомия нектарника	Эпидерма практически лишена устьиц, имеется многослойная железистая основная ткань. Снабжение через паренхиму окружающих тканей	Эпидерма с сосочками и устьицами и многослойная железистая основная ткань	Несут многочисленные устьица	Несет устьица; снабжение идет через паренхиму окружающих тканей
Способ выделения нектара	Через устьичные щели	Через устьичные щели	Через устьичные щели	Через устьичные щели

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксоны / Признаки	*Brexia madagascariensis*	*Parnassia palustris*	*Corynocarpus laevigata*	«Типичное» *Celastraceae*
Природа нектарника	Стерилизация 5 из 10 фертильных тычинок предковой формы рода и формирование из них железистой нитевидной структуры	Вероятно, стерилизация тычинок и видоизмененные лепестки	Двойственная природа: видоизмененные лепестки и стерилизовавшиеся тычинки	Срастание аппендикулярных органов цветка — чашелистиков, лепестков и тычиночных нитей; нижнюю часть образует выпуклый слой диска, несколько выше цветоложа

цветковых растений (Александров, Добротворская, 2007). При этом сам диск (или ось цветка, на котором он находится), кроме объемного разрастания в ширину, может также значительно разрастаться в длину, образуя гинофор, столь характерный для некоторых *Celastraceae* (подсем. *Hippocrateoideae*), при формировании которого показана разная доля участия оси, частей цветка и самого диска (Robson et al., 1994). Стаминодии *Brexia* и *Parnassia*, по нашему мнению, не следует называть нектарным диском вследствие простой (стаминодиальной) их природы. Они напоминают подобные структуры *Corynocarpus*, у которого своеобразные языковидные нектарники-стаминодии несут лепестковидные придатки и чередуются с тычинками (Карташова, 1965; Philipson, 1987; Matthews, Endress, 2004). Своеобразная лепестковидная платформа нектарников встречается и у *Parnassia*, однако ее природа не вполне ясна. Следует отметить, что в более ранних работах по структуре цветка было убедительно показано формирование характерных стаминодий *Parnassia* в ходе сильной редукции целых пучков тычинок (Arber, 1913; Имс, 1964). Происхождение нектарников из тычинок у *Corynocarpus* и *Parnassia* было подтверждено и в более поздних публикациях (Карташова, 1965; Bensel, Palser, 1975a, b; Philipson, 1987). Стаминодии *Brexia* представляют собой результат стерилизации 5 из 10 фертильных тычинок предковой формы рода и преобразования их в рожковидные (нитевидные) межтычиночные нектарники. Нектарники простой, стаминодиальной природы были выявлены и у некоторых представителей сем *Celastraceae*, в частности в цветках *Siphonodon*, где они также чередуются с фертильными тычинками (Ding Hou, 1964).

Обсуждение результатов

По нашему мнению, формирование нектарного диска у подавляющего большинства членов сем. *Celastraceae* и нектариков-стаминодиев у *Brexia* и *Parnassia* является типичным примером конвергенции в структуре цветка, когда специфика изменений создается характером функций (средой или отбором: нектарный диск и нектарники служат для привлечения опылителей), но не определенными особенностями самого организма, унаследованными от предков, как в случае параллелизма (Татаринов, 1987). Вероятно, цветок общего предка рассматриваемых таксонов определялся формулой $K_5\ C_5A_{5+5}G_{\underline{5}}$. Очевидно, что такой общий план строения претерпевает у многих представителей подкласса *Rosidae* существенные изменения, среди которых наиболее распространены: переход от 5-членных цветков

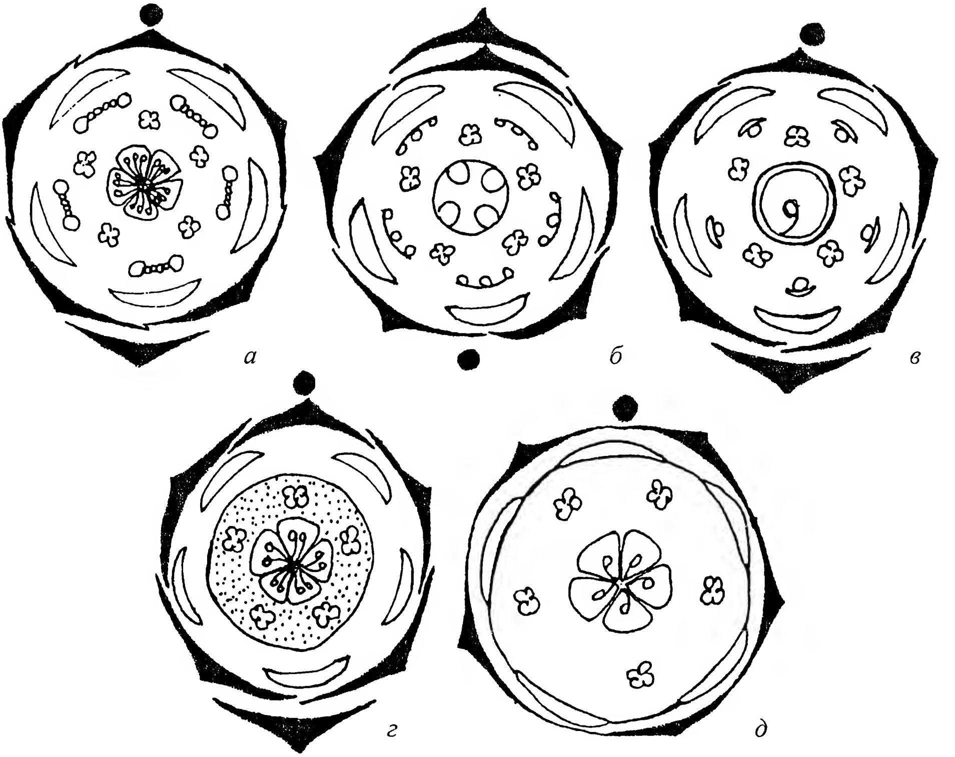


Рис. 3. Диаграммы цветков изученных растений.

а — *Brexia madagascariensis*, *б* — *Parnassia palustris*, *в* — *Corynocarpus laevigata*, *г* — «типичного» *Celastraceae*, *д* — *Stackhousia huegelii*.

к 4-членным (и от 5-циклических к 4-циклическим) и редукция одного из кругов андроцея с превращением его в нектарники-стаминодии (простая природа: *Brexia*, *Parnassia*), появление полунижней завязи. При этом у *Parnassia* следует предположить редукцию большего числа кругов андроцея. У бересклетовых в ходе срастания оснований тычинок, чашелистиков и лепестков (иногда с дополнительными разрастаниями в основании) формируется морфологически сложная структура — нектарный диск. Кроме того, у некоторых *Celastraceae* наблюдается формирование трехчленного андроцея (*Hippocrateoideae*, *Sarawakodendron*). Срастание частей чашечки и даже формирование трубки венчика наблюдается у *Brexia* и *Stackhousiaceae* (рис. 3). Эти тенденции в целом свойственны высшим сростнолепестным двудольным (Савинов, 2007), однако в своей основе они имеют различную морфологическую природу.

Столь необычные признаки бересклетовых позволили Н. И. Кузнецову (1936) рассматривать их как одну из вершин эволюции подкласса *Pentacyclicae* класса *Euanthophytae* с переходом к высшему подклассу — *Tetracyclicae*. В свою очередь, так называемые «свободнолепестные двудольные», к которым относятся и бересклетовые, представляют собой очень разнородную группу цветковых растений, что было неоднократно продемонстрировано в работах многих авторов.

Остается добавить, что в контексте обсуждаемой проблемы ранее были детально изучены различные аспекты морфологии и биологии рассматриваемых таксонов: этапы морфогенеза цветка (Klopfer, 1973), экология опыления (Martens, 1936;

Козо-Полянский, 1947), эмбриология (Камелина, 1988; Tobe, Raven, 1993) и структура плодов (Ембатурова, Савинов, 2006; Savinov, 2007).

Отдельный интерес представляет вопрос об эволюции нектарного диска *Celastraceae*. Следует подчеркнуть, что его отсутствие в цветке некоторых бересклетовых (например, у видов африканских родов *Bequaertia* и *Campylostemon*) следует считать вторичным явлением для группы в целом, поскольку известны случаи редукции диска среди отдельных видов некоторых родов (*Pristimera*). Ранние авторы уже высказывали мысли о родстве рода *Brexia* с сем. *Celastraceae* и даже предполагали небольшие изменения в форме и положении диска при формировании цветка бересклетовых (Perrier de la Bathie, 1942; Croizat, 1947). При образовании 3-членного андроцея у представителей подсем. *Hippocrateoideae* их цветок претерпевает довольно существенные структурные изменения в форме и положении диска, формируя у многих видов андрогинофор и андрогинодискофор (Loesener, 1942a—b; Ding Hou, 1962, 1964; Robson et al., 1994). Собственно говоря, появление необычной для двудольных 3-членной структуры связано с редукцией 2 из 5 тычинок в ходе разрастания нектарного диска в цветке (Robson, 1965).

Выводы

Таким образом, в широко понимаемом порядке *Celastrales* наблюдаются следующие эволюционные тенденции, свидетельствующие о продвинутости некоторых его представителей и тенденции к зигоморфии и спайнолепестности цветка:

1. Цветок в типе 5-членный 5-циклический; но отмечается тенденция к формированию 3, 4- или 5-членных 4-циклических (редукция одного или двух внешних кругов андроцея в родах *Brexia*, *Parnassia*).

2. У рассмотренных таксонов можно наблюдать начальный этап становления зигоморфии цветка, поскольку она затрагивает только околоцветник. Однако этот процесс выражен по-разному: у *Brexia* он лишь частично затрагивает чашечку, у которой срастаются основания чашелистиков; у *Parnassia* чашечка закладывается как неправильная, но потом становится правильной в ходе развития цветка (Первухина, 1979); а у некоторых *Celastraceae* (*Apodostigma pallens*) частичная зигоморфия цветка связана с положением и размерами лепестков венчика (Robson et al., 1994), что, впрочем, отмечено для ряда видов *Parnassia*. И лишь цветки представителей сем *Stackhousiaceae* демонстрируют нам формирование трубки венчика.

3. Переход от верхней завязи к полунижней за счет ее погружения в нектарный диск и дополнительных разрастаний оси цветка — этот процесс происходит параллельно в различных подсемействах и трибах *Celastraceae*, однако он не наблюдается у *Brexia* и *Parnassia*.

4. Переход от 4- и 5-членного андроцея к 3-членному свойствен отдельным представителям сем. *Celastraceae* (*Hippocrateoideae*, *Sarawakodendron*), для которых также отмечены: редукция внутреннего интегумента семязачатка, появление дробных плодов и семена без эндосперма.

Начальные стадии формирования зигоморфии цветка у изученных здесь таксонов выражены различно и не гомологичны друг другу. Можно рассматривать виды *Brexia*, *Parnassia* и *Celastraceae* в качестве разноудаленных потомков общих предков подкласса *Rosidae*, трактуя соответственно наблюдаемое явление в качестве конвергенции, что подтверждается различным происхождением нектароносных структур их цветков. По-видимому, в систематике магнолиофитов преждевременно не только объединять *Brexia*, *Parnassia* и *Celastraceae* (а также *Stackhousiaceae*) в одно сем. *Celastraceae* s. l. (Zhang, Simmons, 2006), но и помещать их в качестве самостоятельных семейств в состав порядка *Celastrales* (APG, 2003).

Благодарности

Автор выражает благодарность отечественным и иностранным специалистам, предоставившим материал, оказавшим техническую поддержку, а также высказавшим полезные советы в ходе выполнения исследования: Н. Н. Арнаутову, Е. Н. Арнаутовой, А. С. и С. С. Беэр, А. К. Скворцову, А. П. Меликяну, А. В. Бабоше, А. С. Рябченко, Д. Д. Соколову, Е. Ю. Ембатуровой, Mark P. Simmons и Peter K. Endress.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Г., Добротворская А. В. Главы из книги «Введение в морфологию цветка покрытосеменных растений» // О. В. Яковлева. Василий Георгиевич Александров (1887—1963). М., 2007. С. 82—137.

Ембатурова Е. Ю., Савинов И. А. Морфология цветка и плода *Brexia madagascariensis* Thouars ex Ker-Gawl. (*Brexiaceae*) и ее место в системе цветковых растений // Докл. ТСХА. 2006. Вып. 278. С. 35—41.

Имс А. Морфология цветковых растений. М., 1964. 497 с.

Камелина О. П. Эмбриология рода *Brexia* в связи с его систематическим положением // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 3. С. 355—366.

Карташова Н. Н. Строение и функция нектарников цветка двудольных растений. Томск, 1965. 195 с.

Козо-Полянский Б. М. К антэкологии белозора (*Parnassia palustris* L.) // Бот. журн. 1947. Т. 32. № 1. С. 15—22.

Кузнецов Н. И. Введение в систематику цветковых растений. М.; Л., 1936. 456 с.

Первухина Н. В. Околоцветник покрытосеменных. Л., 1979. 111 с.

Савинов И. А. Морфологическая интерпретация нектарного диска в цветке *Celastraceae* и нектарников-стаминодиев цветков *Brexia* и *Parnassia* // Матер. конф. по морфологии и систематике растений, посвящ. 300-летию со дня рожд. Карла Линнея. М., 2007. С. 207—209.

Татаринов Л. П. Очерки по теории эволюции. М., 1987. 251 с.

Тахтаджян А. Л. Систематика магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Тиходеев О. Н. Молекулярно-генетические основы структурного разнообразия цветков // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. СПб., 2001. С. 200—213.

Angiosperm Phylogeny Group (*APG*). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 141. P. 399—436.

Arber A. On the structure of the androecium in *Parnassia* and its bearing on the affinities of the genus // Ann. Bot. (Oxford), 1913. Vol. 27(3). P. 491—509.

Bensel C. R., Palser B. F. Floral anatomy in the *Saxifragaceae* sensu lato. I. Introduction, *Parnassioideae* and *Brexioideae* // Amer. J. Bot. 1975a. Vol. 62. P. 176—185.

Bensel C. R., Palser B. F. Floral anatomy in the *Saxifragaceae* sensu lato. IV. *Baueroideae* and conclusions // Amer. J. Bot. 1975b. Vol. 62. P. 688—694.

Berkeley E. Morphological studies in the *Celastraceae* // J. E. Mitchell Sci. Soc. 1953. Vol. 69. N 2. P. 185—208.

Coen E. S., Meyerowitz E. M. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development // Nature. 1991. Vol. 353. P. 31—37.

Croizat L. A study in the *Celastraceae*. *Siphonodontoideae* subfam. nov. // Lilloa. 1947. T. 13. S. 31—43.

Ding Hou. Celastraceae I // Flora Malesiana. Ser. I. Vol. 6(2). 1962. P. 227—291.

Ding Hou. Celastraceae II // Flora Malesiana. Ser. I. Vol. 6(3). 1964. P. 389—421.

Douglas G. E. The inferior ovary II // Bot. Rev. 1957. Vol. 23. N 1. P. 1—46.

Klopfer K. Florale morphologie und taxonomie der *Saxifragaceae* sensu lato // Feddes Repertorium. 1973. Vol. 84. P. 475—516.

Loesener Th. Celastraceae / Ed. by A. Engler, K. Prant. Die naturlishen Pflanzenfamilien. Leipzig; Berlin, 1942a. Bd 20b. S. 87—197.

Loesener Th. Hippocrateaceae / Ed. by A. Engler, K. Prant. Die naturlishen Pflanzenfamilien. Leipzig; Berlin, 1942b. Bd 20b. S. 198—231.

Martens P. Pollination et biologie florale chez *Parnassia palustris* // Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique, 1936. T. 68. P. 183—221.

Matthews M. L., Endress P. K. Comparative floral structure and systematics in *Cucurbitales* (*Corynocarpaceae*, *Coriariaceae*, *Tetramelaceae*, *Datiscaceae*, *Begoniaceae*, *Cucurbitaceae*, *Anisophylleaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2004. Vol. 145. P. 129—185.

Matthews M. L., Endress P. K. Comparative floral structure and systematics in *Celastrales* (*Celastraceae*, *Parnassiaceae*, *Lepidobotryaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2005. Vol. 149. P. 129—194.

Perrier de la Bathie H. Au sujet des affinities des *Brexia* et des Celastracees de deux *Brexia* nouveaux de Madagascar // Bull. Soc. Bot. France. 1942. T. 89. P. 219—221.

Philipson W. R. Corynocarpus J. R. & G. Forst. — an isolated genus // Bot. J. Linn. Soc. 1987. Vol. 95. P. 9—18.

Robson N. Taxonomic and nomenclatural notes on *Celastraceae* // Bol. Soc. Brot. Ser. 2. 1965. Vol. 39. P. 5—55.

Robson N. K. B., Hallé N., Mathew B., Blakelock R. Celastraceae // Flora of Tropical East Africa. 1994. 78 p.

Savinov I. A. Comparative floral structure in *Brexia*, *Parnassia* and some *Celastraceae* // Proceed. of IV Balkan Botan. Congr. 2007. Suppl. vol.

Simmons M. P. Celastraceae // The families and genera of flowering plants. Vol. VI. Flowering plants. Dicotyledons. *Celastrales*, *Oxalidales*, *Rosales*, *Cornales*, *Ericales* / Ed. by K. Kubitzki. Berlin, 2004a. P. 29—64.

Simmons M. P. Parnassiaceae // The families and genera of flowering plants. Vol. VI. Flowering plants. Dicotyledons. *Celastrales*, *Oxalidales*, *Rosales*, *Cornales*, *Ericales* / Ed. by K. Kubitzki. Berlin, 2004b. P. 291—296.

Takhtajan A. Diversity and Classification of Flowering Plants. New York, 1997. 643 p.

Thorne R. F. The classification and geography of the flowering plants: *Dicotyledons* of the class Angiospermae (subclasses *Magnoliidae*, *Ranunculidae*, *Caryophyllidae*, *Dilleniidae*, *Rosidae*, *Asteridae* and *Lamiidae*) // Bot. Rev. 2000. N 4. P. 441—647.

Tobe H., Raven P. H. Embryology of *Acanthothamnus*, *Brexia* and *Canotia* (*Celastrales*): a comparison // Bot. J. Linn. Soc. 1993. Vol. 112. P. 17—32.

Weberling F. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge, 1989. 405 p.

Zhang Li-Bing, Simmons M. P. Phylogeny and delimitation of the *Celastrales* inferred from nuclear and plastid genes // Syst. Bot. 2006. Vol. 31. N 1. P. 122—137.

SUMMARY

A new actual material on the floral structure and development of some taxa, closely to each other according current molecular genetic studies — the *Celastraceae* family, *Brexia* and *Parnassia* genera are presented. Problem of morphological interpretation of nectariferous disk in *Celastraceae* flower and nectaries-staminodes in *Brexia* and *Parnassia* flowers are considered. It is showed to late forming such structure in floral development, when its all general parts — perianth, androecium and gynoecium — have been formed. A possibility of independent (nonparallel) forming of nectariferous disk and nectaries-staminodes in evolutional steps of *Rosidae* is demonstrated. Finally, in different representatives of the *Celastrales* order some characters are revealed, evidencing the evolutionary trend towards higher petal-fusion *Dicotyledons*.

Key words: *Celastrales*, *Celastraceae*, *Stackhousiaceae*, *Brexia*, *Parnassia*, floral morphogenesis, the petal-fusion, nectariferous disk, nectaries-staminodes.

УДК 581. 39 : 633.2.03 (47) (-16) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 10

© В. И. Василевич

БОРОВЫЕ ПУСТОШИ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

V. I. VASILEVICH. DRY GRASSLAND COMMUNITIES IN THE NORTH-WESTERN EUROPEAN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vlvasil@VV14893.spb.edu

Поступила 19.10.2007

Дана характеристика 3 ассоциаций, которые относятся к боровым пустошам в соответствии с классификацией лугов А. П. Шенникова, а во флористической классификации они могут быть включены в класс Sedo-Scleranthetea, так как содержат более половины его характерных видов. В этих ассоциациях встречается большая группа видов, которые имеют в них свой фитоценотический оптимум. Специфика флористического состава и преобладание ксеромезофитов позволяют рассматривать боровые пустоши как особый тип растительности. Они развиваются на вырубках сухих сосновых лесов (Hieracietum pilosellae и Festuco ovinae-Cladinetum) и на залежах на легких супесчаных почвах (Helichryso-Hypochoeretum). На Северо-Западе остепнение в этих сообществах выражено очень слабо и в них виды сухотравных сосняков играют незначительную роль.

Ключевые слова: боровые пустоши, класс Sedo-Scleranthetea, растительность Северо-Запада, вырубки, залежи.

А. П. Шенников (1938) в свой работе по луговой растительности СССР привел краткую характеристику тех типов сообществ, которые он считал пустошами. Он отмечал, что на пустошах господствуют мхи (*Thuidium recognitum*,[1] *T. abietinum*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Hypnum arcuatum*), и выделял такие виды пустошей: 1) белоусовые; 2) лугово-моховые; 3) овечьеовсяницевые; 4) лугово-ивовые; 5) боровые пустоши с *Antennaria dioica*, *Hieracium pilosella*, с примесью лишайников из родов *Cladonia*, *Cetraria*, *Peltigera*; 6) пустоши с *Avenella flexuosa*. Далее в этой статье речь пойдет о боровых и овечьеовсяницевых пустошах.

В отечественной геоботанической литературе до недавнего времени отсутствовали какие-либо данные о боровых пустошах. Во многих работах по лугам Северо-Запада эти сообщества не рассматривались, видимо, потому, что их не считали относящимися к луговому типу растительности (Ниценко, 1955; Сабардина, 1957; Раменская, 1958; Матвеева, 1967). В 1988 г. была опубликована небольшая статья (Василевич, 1988), в которой было предложено рассматривать боровые пустоши как особый тип растительности, который во флористической классификации может быть отнесен к классу Sedo-Scleranthetea Br.-Bl. 1955. Из характерных видов этого класса в сообществах боровых пустошей на Северо-Западе России встречаются с высоким постоянством *Rumex acetosella*, *Hieracium pilosella*, *Trifolium arvense*, *Helichrysum arenarium*, *Jasione montana*, *Festuca ovina*, *Polytrichum piliferum* и относительно редки *Ceratodon purpureus*, *Arenaria serpillifolia*, *Myosotis stricta*, *Veronica verna*, *Acinos arvensis*. Это составляет более половины списка характерных видов класса, приведенного в обзорной работе G. Jeckel (1984). Он пишет, что сообщества этого класса развиваются на песчаных относительно бедных почвах и имеют антропогенное происхождение.

В обзоре растительности Польши J. Kornaś (1972) помещает их рядом с классом растительности приморских песчаных дюн Ammophiletea Br.-Bl. et Tx. 1943. H. Ellenberg (1982) рассматривает сообщества этого класса в группе травяных сообществ сухих местообитаний, рядом с сообществами класса Festuco-Brometea Br.-Bl. et Tx. 1943, который включает сообщества остепненных лугов и луговых степей Центральной Европы. Граница между этими двумя классами не очень определенна, и R. Tüxen (1955) относил порядок Armerion класса Sedo-Scleranthetea к классу Festuco-Brometea. В пределах класса Sedo-Scleranthetea выделяют 2 или 3 порядка, но среди их характерных видов почти нет видов, встречающихся в боровых пустошах Северо-Запада. Очевидно, сходство с центрально-европейскими сообществами кончается на уровне класса. Кроме сообществ закрепленных песчаных дюн (Jeckel, 1975), к этому классу относят растительность каменных россыпей на сухих и теплых местообитаниях от предгорий до альпийского пояса в горах Центральной Европы и сообщества на заброшенных каменных стенах (Korneck, 1975; Klimeš, 1986). Классы во флористической классификации постоянно меняют свой объем, их объединяют и разъединяют. Недавно класс Sedo-Scleranthetea включили в класс Koelerio-Corynephoretea Klika 1941 в качестве подкласса, который объединяет сухие травяные сообщества на скелетных почвах, а подкласс Koelerio-Corynephorenea — сообщества на песчаных почвах (Dengler et al., 2006). Этот подкласс из Северной Европы (альвары островов Эланд и Сааремаа) не имеет ничего общего с боровыми пустошами Восточноевропейской равнины.

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995), мхов — по И. И. Абрамову и Л. А. Волковой (1998).

Сообщества боровых пустошей встречаются на полянах среди сосновых лесов, на вырубках и на залежах на песчаных почвах. Из-за незначительных площадей, которые эти сообщества занимают, они очень редко привлекали к себе внимание геоботаников. Эти сообщества характеризуются низким и несомкнутым травостоем со значительным участием в нем розеточных растений. Большая группа видов имеет в боровых пустошах фитоценотический оптимум. Это *Hieracium pilosella*, *Thymus serpyllum*, *Antennaria dioica*, *Rumex acetosella*, *R. thyrsiflorus*, *Potentilla argentea*, *Sedum acre*, *Hypochoeris radicata*, *Viscaria vulgaris*, *Artemisia campestris*, *Jasione montana*, *Trifolium arvense*, *Scleranthus annuus*, *Helichrysum arenarium*. Конечно, распространение этих видов не ограничивается боровыми пустошами, но в них их обилие максимально, а жизненность высокая. На лугах роль этих видов незначительна.

Сообщества боровых пустошей изучены крайне плохо. В литературе можно найти лишь отрывочные сведения об этих сообществах, и, конечно, в них никогда не проводились никакие стационарные исследования. На Северо-Западе нередко наблюдаются периоды с незначительным количеством осадков, особенно в первую половину лета, когда в легких почвах с низкой водоудерживающей способностью влажность верхних горизонтов может опускаться весьма низко. В других регионах к югу и востоку от Северо-Запада вероятность таких засух на легких почвах еще выше. В связи с этим можно предположить, что летний, вероятно, не очень длительный перерыв в активном росте и развитии растений в этих сообществах может наступить, хотя и не каждый год. Мне приходилось встречать в июне и июле боровые пустоши с совершенно сухим травостоем. Злаки были соломенно-желтого цвета, а листья *Hieracium pilosella* были свернуты в трубку. Виды, которые имеют фитоценотический оптимум в таких условиях местообитания, нельзя считать мезофитами. Это по крайней мере ксеромезофиты. Образуемые ими сообщества не следует относить к луговому типу растительности, учитывая своеобразие флоры, экологии видов и состава жизненных форм. Среди видов этих сообществ много розеточных растений, причем с неолиственным или слабо олиственным стеблем (*Hieracium pilosella*, *Antennaria dioica*, *Jasione montana*, *Helichrysum arenarium*, *Hypochoeris radicata*). Виды, развивающие основную часть своих ассимилирующих органов близ поверхности почвы, могут успешно существовать только в низком и не сомкнутом травяном ярусе. В большинстве же луговых сообществ травостой сомкнутый и сравнительно высокий. Розеточные виды способны доминировать лишь на бедных и относительно сухих почвах, где исключена конкуренция со стороны более высокорослых видов.

В свое время А. П. Шенников (1938) определил луговую растительность как сообщества многолетних травянистых мезофитов, но понимал мезофиты очень широко. Т. А. Работнов (1984) отметил, что луговые сообщества имеют зимний, вызванный низкими температурами перерыв или резкое снижение в вегетации при отсутствии в норме летней депрессии в росте растений из-за недостаточного обеспечения водой. Все это свидетельствует о существенных отличиях боровых пустошей от лугов.

Учитывая все вышесказанное, было предложено (Василевич, 1988) считать боровые пустоши особым типом растительности. К. А Куркин (Куркин, Ярошенко, 1992; Куркин, 1995) с этим не согласился и отнес их к 2 экологическим типам пойменных лугов: псаммофитно-пустошному особо краткопоемному и псаммофитно-пустошному собственно краткопоемному, которые очень близки по видовому составу к боровым пустошам Северо-Запада. Сторонники флористической классификации не рассматривают тип растительности как единицу классификации и такого рода вопросы их не интересуют. Боровые пустоши имеют мало общего с пустошами (Heide, heathland) западноевропейских авторов, куда включают в основном сообщества с господством кустарничков на почвах разной степени богатства и увлажнения.

В статье, опубликованной более 20 лет назад (Василевич, 1988), боровые пустоши Северо-Запада были поделены на 2 ассоциации по 34 описаниям. С тех пор число описаний, имеющихся в фитоценотеке Лаборатории лесной зоны БИН РАН, выросло более чем в два раза, но их синтаксономия осталась неизменной, хотя разместить возросшее число описаний по двум ассоциациям оказалось значительно труднее, так как значительно возросло разнообразие сообществ. В боровые пустоши включена также часть сообществ с преобладанием *Festuca ovina*. Овечьеовсяницевые сообщества оказались весьма неоднородными: часть описаний из Изборской котловины была отнесена к остепненным лугам, другая — к лугам, а 7 описаний с вырубок со значительным участием видов боровых пустошей — к новой асс. Festuco ovinae-Cladinetum (см. таблицу).

Характеристика ассоциаций боровых пустошей

Вид	Ассоциация					
	Hieracietum pilosellae		Festuco ovinae—Cladinetum		Helichryso—Hypochoeretum	
Число описаний	44		7		32	
Hieracium pilosella	17	89	1	57	15	73
Rumex acetosella	5	68	3	86	1	81
Potentilla argentea	1	70		57	1	75
Artemisia campestris	5	68		57	2	62
Scleranthus annuus	1	54		28		44
Thymus serphyllum	8	50	1	57		6
Antennaria dioica	2	43	1	14	1	14
Sedum acre	2	47				12
Viscaria vulgaris	2	59		14	1	40
Carex ericetorum	1	41				6
Calluna vulgaris	1	20				6

Вид	Ассоциация					
	Hieracietum pilosellae		Festuco ovinae—Cladinetum		Helichryso—Hypochoeretum	
Число описаний	44		7		32	
Dianthus arenarius	1	11				
Veronica verna	1	39				12
Linaria vulgaris		34				16
Arenaria serpyllifolia		18				6
Hypochoeris radicata		11		14	10	59
Rumex thyrsiflorus	1	32		14	4	50
Jasione montana	1	39			3	59
Helichrysum arenarium		11			2	31
Agrostis tenuis	2	50	1	43	3	84
Achillea millefolium	1	91	1	43	2	94
Plantago lanceolata		32				44
Stellaria graminea		34		14		44
Prunella vulgaris		9			1	41
Trifolium repens		41			2	62
Vicia cracca		23				41
Festuca rubra	1	27			3	50
Equisetum arvense		9			1	50
Trifolium pratense		11			1	31
Leucanthemum vulgare		18				34
Gnaphalium sylvaticum	1	9				47
Knautia arvensis	1	68		14		59
Anthoxanthum odoratum	1	34		14	2	34
Silene vulgaris		23				25
Pimpinella saxifraga	1	36				25
Phleum pratense	1	27				28
Hieracium umbellatum	1	25			2	25
Poa compressa	1	23				22
Trifolium arvense	1	25			2	19
Erigeron acris	1	57			3	57
Hypericum perforatum		20				34
Festuca ovina	2	50	36	100		12
Vaccinium vitis-idaea			2	28		
Dianthus deltoides		34		14	1	28
Avenella flexuosa	1	16		14		6
Poa angustifolia	1	20		14		12
Veronica officinalis		27		28		19
V. chamaedrys		34		14		38
Cerastium cespitosum	1	39		28		41
Poa pratensis		27	2	14		6
Solidago virgaurea		16		14		28
Fragaria vesca		11		14		19
Berteroa incana		14				6
Turritis glabra		23				16
Chamaenerion angustifolium		14				22
Acinos arvensis		11				19
Leontodon autumnalis		20				16
Viola canina		25				16
Hypericum maculatum		11				16

Продолжение таблицы

Вид	Ассоциация					
	Hieracietum pilosellae		Festuco ovinae—Cladinetum		Helichryso—Hypochoeretum	
Число описаний	44		7		32	
Luzula multiflora		23				19
Nardus stricta		11		14		9
Campanula patula		11				28
Centaurea scabiosa		11				22
Pinus sylvestris		14				19
Viola arvensis		18				19
Veronica spicata		18		14		
Polytrichum juniperinum	3	43	4	28	1	28
Cladina rangiferina		27		28		6
Cladonia cornuta		11		28		16
C. gracilis		16		43		16
Peltigera aphthosa	1	25	1	14	1	9
Camptothecium lutescens	3	20			2	9
Ceratodon purpureus	4	30			1	12
Pleurozium schreberi	1	23				16
Cetraria islandica		20				3
Polytrichum piliferum	3	32	3	86	3	41
Cladina arbuscula	2	34	18	71	1	16
Dicranum scoparium			2	28		
Cetraria cucullata				28		
Cladonia deformis				28		
C. chlorophaea				28		

Примечание. Левые числа в поле таблицы — среднее проективное покрытие, %; правые — постоянство, %.

Асс. Hieracietum pilosellae Vasilevich 1988

Эта ассоциация включает сообщества, в которых имеют высокое покрытие *Hieracium pilosella*, *Thymus serpyllum*, *Rumex acetosella* и *Artemisia campestris*. *Hieracium pilosella* является доминантом только в типичном варианте ассоциации, где ее покрытие может достигать 60—70 %. В варианте Thymus serpyllum доминирование переходит к этому виду, но существенных различий по флористическому составу между этими вариантами нет. Эти виды можно считать фитоценотически замещающими. Вариант Artemisia campestris полидоминантный, в нем с примерно равным средним покрытием встречается 7 видов. Отличает эту ассоциацию от следующей высокое постоянство таких боровых видов, как *Antennaria dioica*, *Carex ericetorum*, *Calluna vulgaris*, а также *Sedum acre*, *Viscaria vulgaris*, *Dianthus arenarius*, *Veronica verna* и *Festuca ovina*.

Асс. Helichryso—Hypochoeretum Vasilevich 1988

На первое место по покрытию могут выходить *Hieracium pilosella*, *Hypochoeris radicata*, *Helichrysum arenarium*, *Trifolium arvense*, *Artemisia campestris*, *Erigeron acris*, *Poa compressa*, *Jasione montana*. Характерны для этой ассоциации *Hypochoe-*

ris radicata, *Helichrysum arenarium*, *Jasione montana*, *Rumex thyrsiflorus*. В ней более постоянны и обильны луговые виды: *Plantago lanceolata*, *Stellaria graminea*, *Prunella vulgaris*, *Luzula multiflora*, *Veronica chamaedrys*, *Trifolium repens*, *T. pratense*, *Vicia cracca*, *Festuca rubra*, *Cerastium cespitosum*, *Leucanthemum vulgare*. *H. pilosella* и в этой ассоциации сохраняет свои позиции.

Общие постоянные виды обеих ассоциаций: *Hieracium pilosella*, *Rumex acetosella*, *Potentilla argentea*, *Artemisia campestris*, *Scleranthus annuus*, *Erigeron acris*, *Polytrichum piliferum*. Покрытие мхов и лишайников в боровых пустошах невелико. Оно значительно выше в асс. Hieracietum pilosellae, где относительно высокое постоянство и покрытие имеют *Camptothecium lutescens*, *Polytrichum juniperinum*, *Ceratodon purpureus*, *Pleurozium schreberi*, *Thuidium philibertii*, *T. recognitum*.

Асс. Festuco ovinae—Cladinetum ass. nova

К этой ассоциации отнесены овечьеовсяницевые вырубки на месте сосняков лишайниковых и лишайниково-зеленомошных, когда на вырубке возобновление сосны по каким-то причинам задерживается и успевает сформироваться покров из кустистых лишайников или он был мало поврежден при зимней рубке леса. В травяном ярусе доминирует *Festuca ovina*, а в несплошном лишайниковом покрове наиболее обильный вид — *Cladina arbuscula*. С постоянством более 50 % встречаются *Hieracium pilosella*, *Thymus serpyllum*, *Rumex acetosella*, *Artemisia campestris*, *Polytrichum piliferum*. Эти сообщества почти полностью лишены луговых мезофильных видов, и нет никаких оснований относить эту ассоциацию к классу Molinio-Arrhenatheretea. Из характерных видов класса Sedo-Scleranthetea присутствуют *Rumex acetosella*, *Hieracium pilosella*, *Polytrichum piliferum*, *Festuca ovina*. От Hieracietum pilosellae отличия в основном негативные. Низкое постоянство или отсутствуют *Jasione montana*, *Scleranthus annuus*, *Erigeron acris*, *Hypericum perforatum*, *Potentilla argentea*, *Knautia arvensis*, *Agrostis tenuis*. Это свидетельствует о более жестких условиях увлажнения в данной ассоциации.

Хотя в сообществах боровых пустошей встречается значительное количество видов, фитоценотический оптимум которых находится в луговых сообществах, относить их к луговому типу растительности было бы неверно. В асс. Hieracietum pilosellae луговые виды играют незначительную роль. В асс. Helichryso-Hypochoeretum они (*Prunella vulgaris*, *Trifolium repens*, *Agrostis tenuis*, *Festuca rubra*) иногда достигают высокого покрытия, но все же по суммарному покрытию обычно занимают второе место после видов пустошей.

Боровые пустоши отличаются сильным варьированием флористического состава, в них большое число видов могут достигать высокого обилия. Выделять какие-либо синтаксономические единицы по доминантам в такой ситуации малоперспективно, так как это приведет к появлению большого числа формаций и ассоциаций, которые будут иметь очень слабые отличия по флористическому составу, условиям местообитания и положению в сукцессионных рядах. При классификации этих сообществ был использован флористический принцип, согласно которому нужно получить синтаксоны, имеющие более или менее определенные различия во флористическом составе. При этом группы дифференциальных видов должны иметь определенную эколого-фитоценотическую общность. Только такие группы могут свидетельствовать о реальной специфике синтаксона. В работах по флористической классификации растительности как в российских, так и в зарубежных, на это часто не обращают внимания и считают дифференциальными все виды, имеющие относительно высокое постоянство в сравниваемых синтаксонах. Действительно, дифференциальными видами для Hieracietum pilosellae можно считать только виды сухих сосновых боров (*Antennaria dioica*, *Carex ericetorum*, *Calluna vulgaris*). В Helichryso-Hypochoeretum — *Helichrysum arenarium* и *Hypochoeris radicata*, а в Festuco-Cladinetum — виды вырубок в сухих сосняках (*Festuca ovina*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Polytrichum piliferum*, *Cladina arbuscula*). Обилие и высокое постоянство луговых видов следует учитывать по этой группе видов в целом и не обращать внимания на изменения в составе этой группы. Что касается бокальчатых и трубчатых видов рода *Cladonia*, то экологические различия их совершенно не ясны и их также стоит учитывать как одно целое.

Боровые пустоши, несомненно, вторичная растительность. Они возникают на вырубках и гарях сухих сосновых лесов, преимущественно брусничников, на участках, где возобновление сосны задержалось по каким-то причинам. Чаще всего их образование связано с уплотнением почвы, в связи с чем они часто встречаются вдоль лесных дорог. Таким путем возникает асс. Hieracietum pilosellae. Такие боровые пустоши не могут существовать неопределенно долго. Рано или поздно они зарастут сосной. Наличие подроста сосны в ряде сообществ этой ассоциации говорит о том, что этот процесс идет, хотя и довольно медленно. Параллельно с этим идет процесс олуговения боровых пустошей, но из-за сухости и бедности почв он также замедлен. Все же в результате развития луговых и пустошных видов успевают сформироваться сообщества асс. Helichryso—Hypochoeretum, представляющие собой следующую стадию в динамике боровых пустошей, но сообщества этой ассоциации могут развиваться и непосредственно на залежах на легких супесчаных почвах, вне массивов сухих сосняков. В этом случае еще медленнее идет зарастание деревьями и кустарниками, и на месте фитоценозов этой ассоциации могут возникнуть полевицевые луга, чему способствует выпас (Куркин, 1995). В пойме р. Березины в Белоруссии ассоциации пустошных лугов имеют очень близкий флористический состав к боровым пустошам (Юркевич и др., 1981), а отличаются главным образом преобладанием злаков.

Асс. Helichryso-Hypochoeretum имеет более южный ареал, чем Hieracietum pilosellae. На Северо-Западе она встречается гораздо чаще на территории Псковской и Новгородской областей, а в Ленинградской обл. она была обнаружена только в южных районах (Лужском и Сланцевском). Асс. Hieracietum pilosellae встречается одинаково часто по всему Северо-Западу, а вариант Thymus serpyllum был встречен только на северо-востоке (Хвойнинский р-н) и севере (Плюсский р-н) Новгородской обл. и в прилегающем к нему Лужском р-не Ленинградской обл.

Трудно говорить о географическом распространении этого типа растительности, о его связях с другими типами, не имея в своем распоряжении достаточно больших материалов из других регионов. Но можно предположить, что по направлению к югу боровые пустоши обогащаются степными видами и постепенно замещаются на соответствующих местообитаниях псаммофитно-степными сообществами. На Северо-Западе остепнение боровых пустошей проявляется очень слабо, но все же в них встречается несколько луговостепных и луговых видов: *Erigeron acris*, *Hypericum perforatum*, *Viscaria vulgaris* (Носова, 1973). К этой группе близка и *Pimpinella saxifraga* (Ниценко, 1962), а *Helichrysum arenarium* Н. А. Миняев (1965) считал степным евро-сибирским (понтическим) видом.

Мало общего имеют боровые пустоши и с сухотравными сосняками. Из видов, свойственных этим соснякам на Северо-Западе, в боровых пустошах встречаются *Jasione montana*, *Dianthus arenarius*, *Viola rupestris*, *Carlina vulgaris*, *Veronica spicata*, но только *Jasione montana* имеет относительно высокое постоянство. Связано это с тем, что сухотравные сосняки и характеризующие их виды встречаются в ограниченном числе районов, а за их пределами редки и не попадают в сообщества боровых пустошей.

Сообщества асс. Hieracietum pilosellae были встречены на севере Кировской обл. (в Нагорском р-не), в северной части подзоны южной тайги. В двух имеющихся у нас описаниях доминирует *Hieracium pilosella*, а из видов боровых пустошей встречаются *Rumex acetosella*, *Erigeron acris*, но из дифференциальных видов этой ассоциации присутствует только *Antennaria dioica*. Это очень обедненный вариант данной ассоциации.

В описаниях с юга Нижегородской обл. постоянны *Erigeron acris*, *Berteroa incana*, *Sedum acre*, *Poa angustifolia*, *Artemisia campestris*. Сходство с сообществами этой ассоциации с Северо-Запада гораздо выше, но нет видов, характерных для асс. Helichryso-Hypochoeretum. *Hypochoeris radicata* — вид с европейским ареалом, который не охватывает Кировскую и Нижегородскую области, а ареал *Helichrysum arenarium* в восточной части Европейской России резко спускается к югу и он очень редок на юге Кировской и Нижегородской областей (Добряков и др., 1969). Относительно более южное положение этих сообществ сказывается на их флористическом составе. В них встречаются *Bromopsis riparia*, *Medicago falcata*, *Festuca valesiaca*, *Fragaria viridis*, *Eringium planum*, *Verbascum lichnitis*, но это еще не остепненные луга. Малое участие луговых видов (*Achillea millefolium*, *Agrostis tenuis*) также свидетельствует о принадлежности этих сообществ к асс. Hieracietum pilosellae.

В поймах рек Белорусского Полесья Л. М. Сапегин (1986) выделил асс. Poo pratensis-Agrostietum caninae (Agrostis vinealis), в которой присутствует ряд видов Sedo-Scleranthetea: *Potentilla argentea*, *Rumex acetosella*, *Sedum acre*, но все с низким постоянством и обилием. Вряд ли эту ассоциацию следует относить к боровым пустошам и этому классу. А. Д. Булохов (2001) приводит для юго-западного Нечерноземья России 5 ассоциаций этого класса, которые разнесены по 2 порядкам и 3 союзам. В качестве диагностических видов класса он приводит *Agrostis vinealis* (вид остепненных лугов), *Artemisia campestris*, *Corynephorus canescens* (отсутствующий на Северо-Западе), *Erigeron acris*, *Hieracium pilosella*, *Polytrichum piliferum*. По флористическому составу эти ассоциации близки к тем, которые встречаются на Северо-Западе, но преобладают в них не виды боровых пустошей, а такие виды, как *Corynephorus canescens*, *Armeria elongata*, *Agrostis vinealis*, *A. tenuis*. И. М. Степанович (2000), который выделяет ассоциации строго по доминирующим видам, отнес к классу Sedo-Scleranthetea сообщества с преобладанием *Corynephorus canescens*, *Koeleria glauca*, *Calamagrostis epigeios*, *Festuca ovina* и *Agrostis tenuis*, но среди дифференциальных видов этих ассоциаций почти совершенно отсутствуют характерные виды этого класса. В более ранней работе он (Степанович, 1988) дает развернутую характеристику Corynephoretum canescentis и отмечает высокое постоянство лишайников, *Artemisia campestris*, *Thymus serpyllum*, *Scleranthus perennis*, *Sedum acre*, *Helichrysum arenarium*, *Hieracium pilosella*, *Rumex acetosella*, *Potentilla argentea*. В Koelerietum glaucae увеличивается доля ксерофитов, свойственных остепненным лугам (*Carex praecox*, *Thymus ovatus*, *Galium verum*, *Pimpinella saxifraga*, *Centaurea scabiosa*, *Silene borysthenica*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., Волкова Л. А. Определитель листостебельных мхов Карелии // Arctoa. 1998. Vol. 7. Suppl. 1. 390 p.

Булохов А. Д. Травяная растительность юго-западного Нечерноземья России. Брянск, 2001. 296 с.

Василевич В. И. Боровые пустоши Северо-Запада РСФСР // Растительный покров антропогенных местообитаний. Ижевск, 1988. С. 121—130.

Добряков П. М., Михайлова Е. В., Соколова М. В. Материалы к анализу флоры Псковской области // Ареалы растений флоры СССР. 1969. Вып. 2. С. 64—83.

Куркин К. А. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Ключи-определители эколого-генетических синтаксонов Окской поймы // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 12. С. 19—33.

Куркин К. А., Ярошенко З. Ф. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Эколого-генетическая классификация лугов Окской поймы // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 12—26.

Матвеева Е. П. Луга Советской Прибалтики. Л., 1967. 335 с.

Миняев Н. А. Флора окрестностей Пскова // Путеводитель VIII экск.-конф. прибалтийских ботаников. Тарту, 1965. С. 42—46.

Ниценко А. А. Луга Ленинградской области и меры их улучшения // Вестн. ЛГУ. 1955. № 10. С. 3—14.

Ниценко А. А. Остепненные луга Северо-Запада СССР и их значение в сельском хозяйства // Природные условия и вопросы земледелия на Северо-Западе СССР. Л., 1962. С. 45—63.

Носова Л. М. Флоро-географический анализ северной степи европейской части СССР. М., 1973. 187 с.

Работнов Т. А. Луговедение. 2 изд. М., 1984. 320 с.

Раменская М. Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск, 1958. 258 с.

Сабардина Г. С. Луговая растительность Латвийской ССР. Рига, 1957. 304 с.

Сапегин Л. М. Синтаксономия луговой растительности пойм Белорусского Полесья. 4. Кл. Sedo—Scleranthetea. Депонировано в ВИНИТИ. 1986. 21 с.

Степанович И. М. О сообществах Corynephoretum canescentis и Koelerietum glaucae в бассейне реки Вилии (БССР) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 998—1011.

Сцепановіч І. М. Эколага-фларыстычны дыягназ сінтаксонаў прыроднай травяністай расліннасці Беларусі. Мінск, 2000. 140 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шенников А. П. Луговая растительность СССР // Растительность СССР. Т. 1. М.; Л., 1938. С. 429—647.

Юркевич И. Д., Буртыс Н. А., Бусько С. Р. Геоботаническая структура и биологическая продуктивность пойменных лугов. Минск, 1981. 230 с.

Dengler J., Löbel S., Boch S. Dry grassland communities of shallow, skeletal soils (Sedo—Scleranthetea) in northern Europe // Tuexenia. 2006. Vol. 26. P. 159—190.

Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart, 1982. 989 S.

Jeckel G. Die Sandtrockenrasen (Sedo—Scleranthetea) der Allerdünen bei Celle-Boye // Mitt. Flor.-soziol. Arbeitsgemein. H. 18. 1975. S. 103—109.

Jeckel G. Syntaxonomische Gliederung, Verbreitung und Lebensbedingungen nordwestdeutscher Sandtrockenrasen (Sedo—Scleranthetea) // Phytocoenologia. 1984. Vol. 12. N 1. S. 9—153.

Klimeš L. Sedo acri-Poetum compressae — rostlinné společenstvo Korun zdi na Hané (ČSR) // Preslia. 1986. V. 58. N. 1. S. 29—42.

Kornaś J. Zespoły wydm nadmorskich i śródlądowych // Szata roślinna Polski. 1972. T. 1. S. 297—309.

Korneck D. Beitrag zur Kenntniss mitteleuropäischer Felsgrass—Gesellschaften (Sedo—Scleranthetea) // Mitt. flor.-soziol. Arbeitsgemein. 1975. H. 18. S. 45—102.

Tüxen R. Das System den nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften // Mitt. flor.-soziol. Arbeitsgemein. 1955. H. 5. S. 155—176.

SUMMARY

Dry grassland communities in the North-Western European Russia contain many characteristic species of the class Sedo—Scleranthetea which have high constancy and abundance. These communities can be included in this class. Characteristic species of orders and alliances absent completely. In the Russian system of vegetation classification, dry grassland communities are necessary to consider as a particular vegetation type. Xeromesophytic species dominate, and mesophytic meadow species are in subordinate position. Three associations were distinguished. Hieracietum pilosellae and Festuco—Cladinetum occur on forest clearing in dry pine forests. Helichryso—Hypochoeretum occupies abandoned fields on sandy loam soils.

УДК 58.009 : 502.75 (571.17) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 10

© **В. А Черемушкина,[1] С. А. Шереметова,[2] Т. Е. Буко[2]**

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *DRACOCEPHALUM KRYLOVII* (*LAMIACEAE*) В ГОРНОЙ ШОРИИ (КЕМЕРОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

V. A. CHERYOMUSHKINA, S. A. SHEREMETOVA, T. E. BUKO. *DRACOCEPHALUM KRYLOVII* (*LAMIACEAE*) COENOPOPULATIONS IN MOUNTAIN SHORIA (KEMEROVO REGION)

[1] Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (8-3833)-30-1986, тел. (8-3833)-34-44-34
E-mail: cher@scbg.nsc.ru
[2] Институт экологии человека СО РАН
650025 Кемерово, ул. Рукавишникова, 21
Факс (8-3842)-36-34-62, тел. (8-3842) 28-72-89
E-mail: kupr@kemsc.ru, prezidium@kemnet.ru

Поступила 04.05.2007
Окончательный вариант получен 08.10.2007

Приведены данные по экологии, морфологии, биоморфам, онтогенезу, структуре ценопопуляций, интродукции змееголовника Крылова — эндемика Горной Шории.

Ключевые слова: *Dracocephalum krylovii*, ценопопопуляция, онтогенез, онтогенетическая структура, морфология, Горная Шория.

Популяционно-онтогенетические исследования необходимы для изучения современного состояния популяций растений, выяснения их демографических особенностей, специфики поведения вида в конкретных местообитаниях. Такие исследования актуальны для изучения состояния популяций редких и в особенности эндемичных видов, а также разработки конкретных рекомендаций по их сохранению.

В Кемеровской обл. произрастает *Dracocephalum krylovii* Lipsky — узколокальный эндемик Горной Шории. Известно только 3 местонахождения по берегам р. Мрассу, являющейся левым притоком Томи, в окрестностях сел Усть-Анзас, Усть-Кабырза, Челей. Змееголовник Крылова по своей экологической приуроченности является хазмофитом и произрастает в расщелинах скал и на осыпях.

Территория исследований, согласно геоботаническому районированию, предложенному А. В. Куминовой (1949), относится к Кондомо-Мрасскому горно-таежному району, растительность которого характеризуется преобладанием черневой тайги.

Исследований экологии, жизненной формы, онтогенеза и структуры популяций змееголовника Крылова ранее не проводилось, поэтому целью нашей работы было изучение строения популяций этого узкоэндемичного вида, занесенного в Красную книгу Кемеровской области (2000).

Материал и методика

Исследованы 2 ценопопуляции, приуроченные к скальным выходам коренного берега р. Мрассу в окрестностях сел Усть-Анзас и Усть-Кабырза.

Онтогенетическую структуру и численность анализировали на учетных площадках площадью в 1м^2. Онтогенетические состояния выделены согласно методическим указаниям Т. А. Работнова (1950), А. А. Уранова (1975), О. В. Смирновой и др. (1976), Л. Б. Заугольновой и др. (1988). Изучение структуры ценопопуляций *D. krylovii* проводили в соответствии с «Программой и методикой наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР» (1986), «Подходами к изучению ценопопуляций и консорций» (1997), в качестве счетной единицы использовали особь, парциальный куст и парциальный побег. Принятие той или иной счетной единицы определялось биоморфой, формируемой в конкретных местообитаниях. Онтогенетические спектры ценопопуляций построены по общепринятой методике (Уранов, 1975; Ценопопуляции растений.., 1976, 1988). Тип ценопопуляций определен по классификации А. А. Уранова и О. В. Смирновой (1969).

Показатели семенной продуктивности определяли по методикам Т. А. Работнова (1950), Г. П. Дюрягиной, М. М. Ивановой (1985). Замеряли число цветков на побеге, количество завязавшихся семян, потенциальную семенную продуктивность, реальную семенную продуктивность. К сожалению, из-за очень высокой степени поврежденности семян насекомыми не представилось возможным определить всхожесть.

Полученные материалы обработаны статистически при помощи компьютерного пакета программ «Excel», «Statistica for Windows».

Ценопопуляция № 1 описана на скалах южной экспозиции по берегу р. Мрассу (10 км вверх по течению от с. Усть-Кабырза). Растительные группировки фрагментарно расположены на уступах скал у их подножия и на осыпях, поверхность которых покрыта обломочным материалом. Общее проективное покрытие растительности варьирует от 30 до 80 %. Видовая насыщенность до 40 видов. Верхний ярус формируют *Spiraea media*,[1] *Cotoneaster melanocarpus*. В травяном ярусе преобладают *Carex pediformis*, *Dracocephalum krylovii*, *Gypsophila patrinii*, *Sedum hybridum*, *S. ewersii*, *Campanula rotundifolia*, *Vicia multicaulis*, *Alyssum obovatum*, *Allium rubens*.

Ценопопуляция № 2 описана на скальных выходах юго-западной экспозиции по берегам р. Мрассу в окрестностях с. Усть-Анзас. Растения произрастают на уступах и в трещинах скал. Общее проективное покрытие растительности варьирует от 15 до 70 %. Видовая насыщенность до 25 видов. Верхний ярус формируют *Spiraea media*, *Rosa acicularis*. В травяном ярусе преобладают *Carex pediformis*, *Dracocephalum krylovii*, *Gypsophila patrinii*, *Sedum hybridum*, *Campanula rotundifolia*, *Ziziphora clinopodioides*, *Allium rubens*, *Seseli libanotis*.

Результаты и их обсуждение

Змееголовник Крылова — длиннокорневищно-стержнекорневое каудексовое многолетнее травянистое растение с моноциклическими и дициклическими монокарпическими удлиненными побегами до 25 см выс. и дициклическими длиннокорневищно-удлиненными. У взрослых особей часто образуются побеги обогащения, изредка они ветвятся. Листья сверху голые, темно-зеленые, снизу коротковолосистые, сероватые из-за довольно густо покрывающих их волосков, с многочисленными мелкими железками, у основания побега широкояйцевидные или яйцевидные, тупые, с городчатым краем, черешок вдвое короче пластинки. Верхние листья продолговатые или продолговато-эллиптические, городчатые. Соцветие — открытый тирс из супротивно расположенных многоярусных монохазиев, состоящих из 2—5 цветков, его длина достигает 12 см. Прицветники в 3—5 раз короче чашечки, черешковые, яйцевидные или эллиптические, заостренные, цельнокрайные или (нижние) с 1 зубцом с каждой стороны. Чашечки 1.2—1.4 см дл., двугубые, коротко опушенные, средняя доля верхней губы яйцевидная, с коротким остистым заострением, в 3—3.5 раза шире ланцетных остальных. Венчик в 2—2.5 раза длиннее чашечки, 3—3.5 см дл., голубой, снаружи пушистый от тонких длинных волосков, внутри у основания нижней губы коротковолосистый. Верхняя губа его неглубоко надрезана на полукруглые лопасти, нижняя губа в 1.5 раза длиннее верхней с почковидной средней лопастью, которая почти в 3.5 раза шире широкояйцевидных боковых. Потенциальная семенная продуктивность определяется произведением числа семязачатков (4 у змееголовника) на число цветков в соцветии (это ПСП на побег), реальная семенная продуктивность составляет 72.3 %. Из них 31.8 % семян повреждены насекомыми. Следовательно, семенное возобновление затруднено.

---

[1] Названия таксонов даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

Для особей *D. krylovii* в разных типах местообитания характерна морфологическая поливариантность онтогенеза. В результате приспособления к неоднородности среды обитания (расщелины скал, уступы скал с мелкоземом и осыпи) и особенностей вегетативного размножения у особей этого вида в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии формируется 3 биоморфы.

Во Флоре Сибири (1997) змееголовник Крылова описан как стержнекорневой полукустарничек. Наши исследования показали, что такая жизненная форма проявляется у него изредка (единично), факультативно и приурочена расщелинам скал (рис. 1). Многолетняя одревесневшая часть полукустарничка представлена главным корнем и системой многолетних резидов, образующих каудекс. Резиды располагаются над поверхностью субстрата. Толстый главный корень закрепляет растение на скалах, его длина и расположение зависят от объема субстрата и глубины расщелины. Часто базальная часть главного корня оказывается расположенной выше поверхности субстрата. Побеговая система состоит их многолетних коротких резидов и ежегодно возникающих удлиненных генеративных и вегетативных побегов. Ветвление акробазитонное, нарастание базисимподиальное. Ежегодно надземная часть побегов отмирает не полностью. Над поверхностью субстрата остается живым участок побега до 10 мм дл., состоящий из 2 междоузлий. В узлах в пазухах листьев формируются почки возобновления, но, как правило, побеги возобновления в числе 2 развертываются из почек нижнего узла. Остальные становятся спящими и постепенно отмирают. Резид с 2 междоузлиями одревесневает и входит в состав надземного каудекса, формируя компактный куст до 20 см в диам., несущий 15—20 побегов. Иногда резиды полегают, что приводит к образованию 2, реже 3 центров разрастания с побегами, расположенными на периферии куста. На молодых резидах возможно появление эфемерных придаточных корней.

Травянистая длиннокорневищно-стержнекорневая каудексовая биоморфа у особей *D. krylovii* формируется на уступах скал (рис. 2). Эта биоморфа имеет явно выраженный главный корень, разветвленный подземный каудекс (до 3 каудикул) до 2.5 см толщ., на котором развертываются дициклические удлиненные монокарпические побеги. Почки возобновления, как и у всех гемикриптофитов, располагаются на уровне почвы. Образование длинных корневищ приводит к формированию куртины крупных размеров (до 50 см в диам.), состоящей их первичного куста, имеющего главный корень и каудекс, парциальных кустов (до 20 шт., содержащих до 6 побегов) и парциальных побегов (до 10 шт.).

Длиннокорневищно-рыхлокустовая биоморфа у особей *D. krylovii* преобладает на осыпях и образуется в результате вегетативного размножения растений (рис. 3). Наиболее крупные полицентрические особи включают более 20 парциальных кус-

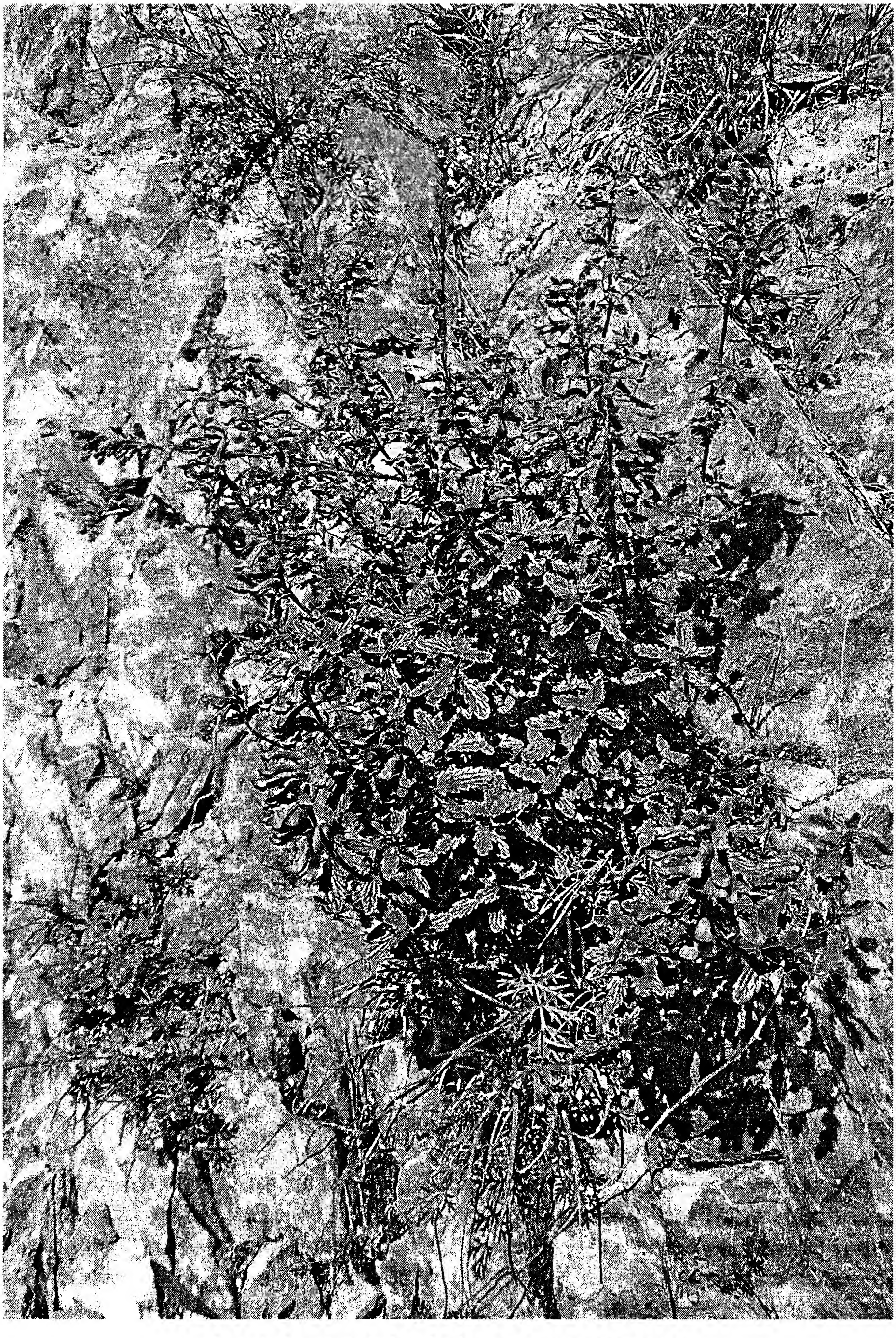


Рис. 1. *Dracocephalum krylovii* в расщелинах скал.

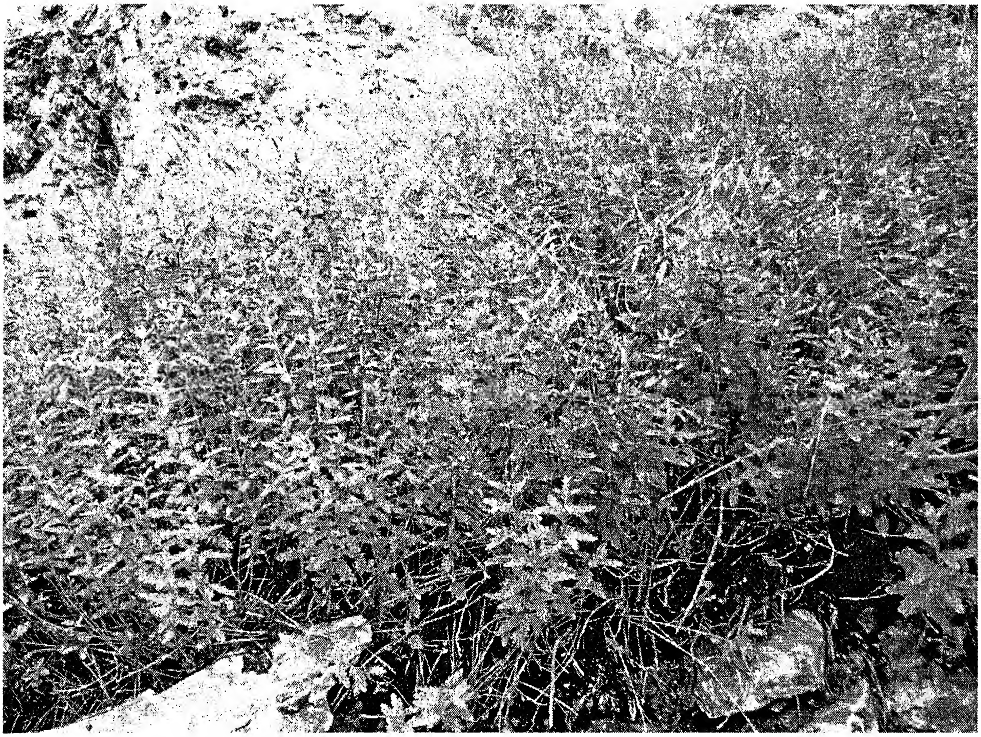


Рис. 2. *Dracocephalum krylovii* на мелкоземистых уступах скальных выходов.

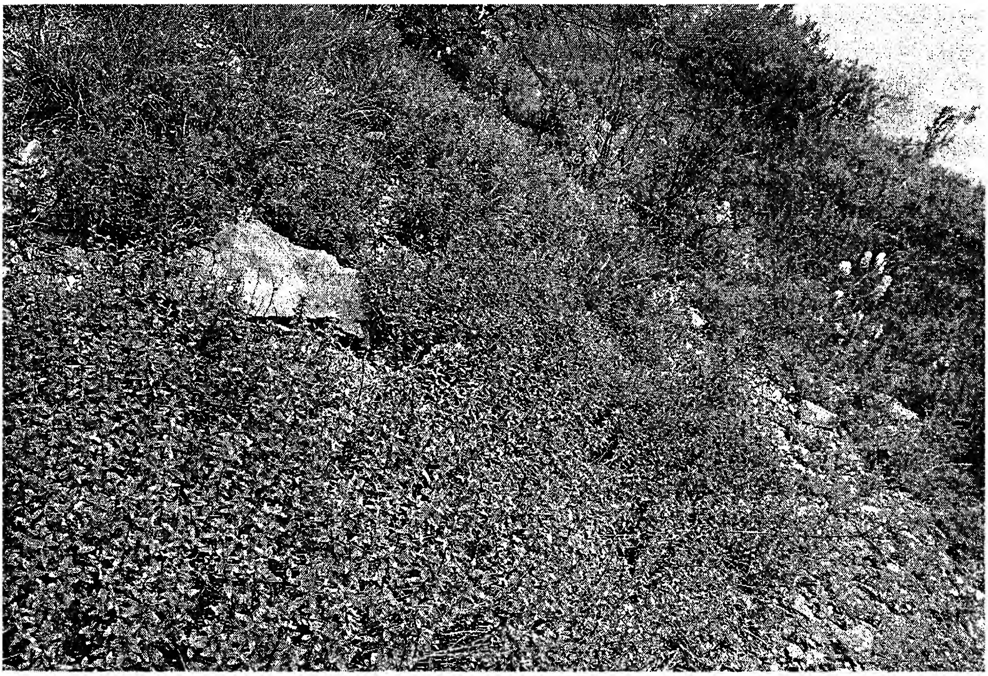


Рис. 3. *Dracocephalum krylovii* на осыпях.

тов и 20 парциальных побегов, достигая 1 м в диам. Раметы, входящие в состав такой особи, находятся на разных этапах онтогенеза. Корневая система только придаточная.

Онтогенез генеты длиннокорневищно-стержнекорневой каудексовой биоморфы *D. krylovii*

Семена змееголовника Крылова черно-коричневые, трехгранные, удлиненно-овальной формы, 3.5—4 мм, мелкобугорчатые, с узким крыловидным выростом на верхушке. Прорастание надземное. Семена прорастают весной.

Проросток — однопобеговое растение. Побег удлиненный, несет 2 семядоли округло-яйцевидной формы и 1—2 пары супротивных простых эллиптических или округлых листьев с городчатым краем. Пластинка 0.3 см дл. и 0.2 см шир. Растения 2—3 см выс., главный корень с боковыми корнями I порядка. Длительность онтогенетического состояния несколько недель.

После отмирания семядолей растения переходят в ювенильное состояние, которое также непродолжительно. Происходит удлинение главного побега за счет верхушечной почки. На нем развертывается еще 2—3 пары листьев на коротких черешках. Форма пластинки эллиптическая с городчатым краем. Пластинка 0.4 см дл., 0.3 см шир. Нижние листья постепенно отмирают. Высота растения достигает 5 см. Главный корень удлиняется до 6 см. Гипокотиль и эпикотиль втягиваются в почву за счет контрактильной деятельности главного корня и впоследствии становятся первыми звеньями каудекса. Почки возобновления, расположенные в пазухе первой пары настоящих листьев, оказываются на поверхности почвы. Осенью главный побег отмирает. Моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное.

Имматурные особи отличаются от ювенильных формой пластинки листа, она становится широкояйцевидной. Длина листовой пластинки достигает 0.7 см, ширина — 0.3 см. На побеге 6—7 см выс. развертывается еще 2—3 пары листьев (см. таблицу). Ежегодно из почки возобновления образуется один ортотропный моноциклический удлиненный побег, базальная часть которого втягивается в почву. Начинает формироваться каудекс. Длина главного корня от 2 до 7 см, ветвление до II и III порядков. Длительность состояния 2—3 года.

В виргинильном состоянии образуется куст. Первое ветвление происходит на 3—4-й год за счет развертывания 2 пазушных почек. В дальнейшем ежегодно может развиваться 2—4 почки. В этом онтогенетическом состоянии начинают образовываться дициклические побеги. Они развертываются в середине лета из по-

Биометрические показатели растений *Dracocephalum krylovii*

Возрастное состояние	Высота побега, см	Число мутовок	Побеги обогащения		Длина листовой пластинки, см	Ширина листовой пластинки, см	Число цветков
			количество	число мутовок			
im	6.8 ± 0.6	8.2 ± 0.9	0.3 ± 0.2	1.0 ± 0.6	0.7 ± 0.1	0.3 ± 0.1	—
v	11.5 ± 0.9	11.1 ± 0.7	1.6 ± 0.4	1.6 ± 0.5	1.2 ± 0.1	0.5 ± 0.1	—
g_1	12.9 ± 1.9	12.4 ± 1.2	2.3 ± 0.6	2.7 ± 0.7	1.1 ± 0.1	0.5 ± 0.1	2.0 ± 1.8
g_2	18.4 ± 0.9	13.0 ± 0.9	3.5 ± 0.2	4.0 ± 0.5	1.4 ± 0.1	0.6 ± 0.1	7.6 ± 0.9
g_3	17.8 ± 0.2	11.8 ± 1.3	3.5 ± 0.4	3.5 ± 0.4	1.4 ± 0.1	0.5 ± 0.1	3.9 ± 0.9
ss	11.0 ± 0.8	9.3 ± 0.7	0.5 ± 0.3	1.4 ± 0.9	1.1 ± 0.1	0.5 ± 0.1	—
s	8.5 ± 1.4	7.5 ± 1.0	1.5 ± 0.6	2.0 ± 0.8	0.9 ± 0.1	0.4 ± 0.1	—

чек, расположенных на поверхности почвы или в подстилке. Их длина не превышает 1—2 см. По структуре — это годичный верхнерозеточный побег, состоящий их 1—2 удлиненных и 1—2 укороченных междоузлий. Такой побег характерен для многих видов рода *Dracocephalum* (Нухимовский, 2002; Нозирова, 2004; Нозирова, Черемушкина, 2004). К осени побег полегает, верхушечная почка оказывается на поверхности почвы. На следующий год из нее разовьется удлиненная часть дициклического побега 11—12 см дл., имеющая от 7 до 12 мутовок. Листовые пластинки продолговатой формы, с городчатым краем, 0.5 см шир. и 1.3 см дл. Первичный куст состоит из 2—5 побегов. Для виргинильных особей характерно образование вегетативных побегов обогащения, что увеличивает размеры всего куста. Число побегов обогащения 1—2, длина от 1 до 4 см, у большинства особей они расположены в средней части побега возобновления. Каудекс достигает 3 см дл. и 2.5 см толщ. Длина главного корня 12 см.

Молодые генеративные особи характеризуются наличием 1—3 генеративных побегов до 13 см выс., имеющих до 12 мутовок, и таким же числом вегетативных побегов. Листовая пластинка продолговатой формы, с городчатым краем, ширина ее 0.5 см, длина 1.1 см. Число цветков в соцветии от 1 до 6. Число побегов обогащения увеличивается до 4. Их длина до 6 см, у большинства особей они расположены в средней части побега. Каудекс достигает 4 см дл. и 1.5 см толщ. В этом онтогенетическом состоянии из спящих почек на каудексе развиваются специализированные гипогеогенные плагиотропные корневища. По мере роста из верхушечных почек корневищ формируются парциальные побеги (рис. 4), образуется куртина. Корневая система смешанная. Длина главного корня 20 см. В основании парциальных побегов образуются придаточные корни.

Средневозрастные генеративные растения имеют от 2 до 6 генеративных побегов до 24 см дл. с 12—18 мутовками и до 5 вегетативных побегов. Листья 1.4 см дл., 0.6 см шир. Число цветков в соцветии от 4 до 18. Число побегов обогащения от 2 до 6, длина их до 9 см, часть их них цветет. Надземные побеги формируются как из верхушечных почек молодых корневищ, так и за счет 1—2 почек возобновления, заложенных в базальной части прошлогодних годичных побегов. Ежегодное развертывание 2 почек возобновления в апогеотропной части парциальных побегов приводит к формированию парциальных кустов. Корневища развиваются из разных почек: на каудексе, на корневище и на базальной части дициклического монокарпического побега. В подземной сфере наблюдается переплетение корневищ, связывающих отдельные группы парциальных кустов и парциальных побегов. В этом состоянии начинается вегетативное размножение в результате отмирания или механического повреждения части коммуникационных корневищ. Образуется клон, состоящий из куртины и парциальных образований, находящихся в разных онтогенетических состояниях: от виргинильного до средневозрастного генеративного. Каудекс достигает максимальных размеров до 5 см дл. и 2.5 см толщ. и становится многоглавым. Длина главного корня 30 см.

Старые генеративные особи могут быть представлены первичным кустом или куртиной. В этом состоянии новых корневищ не образуется, однако перегнивание старых корневищ приводит к образованию клона. Вегетативно возникшие особи относятся к тому же онтогенетическому состоянию, что и материнская, или к более старому. Особи имеют не более 3 генеративных побегов 18 см выс. с 12 мутовками и до 3 вегетативных побегов. Длина пластинки листа 1.4 см, ширина — 0.5 см. Число цветков в соцветии от 1 до 8. Число побегов обогащения уменьшается до 4 или они полностью отсутствуют. Многолетние части каудекса разрушаются, что ведет к образованию полостей и дупел, но партикуляция каудекса неполная.

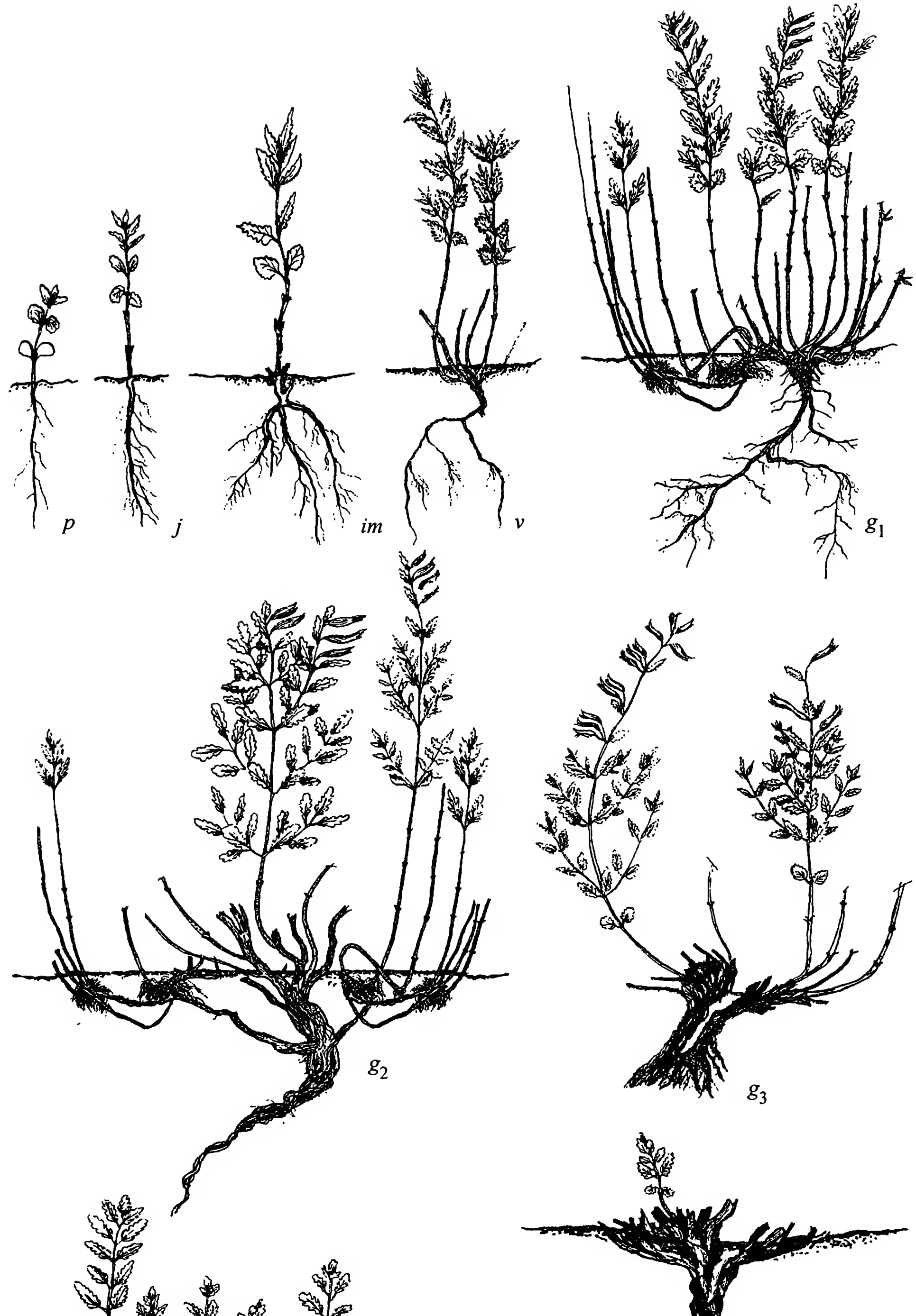


Рис. 4. Онтогенез генеты длиннокорневищно-стержнекорневой каудексовой биоморфы *Dracocephalum krylovii*.

Субсенильное онтогенетическое состояние наступает с момента прекращения образования генеративных побегов. Субсенильные растения представлены невысоким кустом до 11 см выс., состоящим из 3—5 вегетативных побегов с 10 мутовками. Побеги развертываются как из почек возобновления, так и из спящих почек на каудексе. Листья 1.0 см дл., 0.5 см шир. Число побегов обогащения уменьшается до 2 или они полностью отсутствуют. Каудекс продолжает разрушаться, также усиливаются процессы разрушения в корневой системе, что приводит к образованию тяжей.

Сенильные особи несут до 3 вегетативных побегов до 8 см выс. с 7 мутовками. Возобновление идет только за счет спящих почек, сохранившихся на живых частях каудекса. Листья до 0.8 см дл., 0.4 см шир. Побеги обогащения полностью отсутствуют. Партикуляция корневой системы прогрессирует.

Онтогенез раметы длиннокорневищно-рыхлокустовой биоморфы *D. krylovii*

Раметы могут существовать самостоятельно или входить в состав системы парциальных кустов и побегов, связанных коммуникационными корневищами.

Раметы в виргинильном онтогенетическом состоянии представлены ежегодно возобновляющимся парциальным побегом или парциальным кустом из 2—4 побегов с мощной придаточной корневой системой (рис. 5). Побеги возобновления дициклические, возникают из почек, расположенных в апогеотропной части материнского побега. В этом состоянии растущие корневища развиваются из почек в зоне кущения. Корневища тонкие, светло коричневые.

В молодом генеративном состоянии 1—2 побега цветут. Продолжается развитие корневищ из почек, расположенных не только на базальной части побегов возобновления, но по всему корневищу. Раметы по своим морфологическим параметрам практически не отличаются от особей семенного происхождения. Основные отличия состоят в строении подземных органов — отсутствии каудекса и главного корня.

Раметы в средневозрастном генеративном состоянии характеризуются мощно развитой побеговой и корневой системами. За счет полегания дициклических побегов возможно образование дополнительных центров разрастания парциального куста: формируется рыхлый куст. Бóльшая часть побегов цветет. Корневища утолщаются и приобретают темную окраску. Как и в предыдущем состоянии, растущие корневища могут появиться из любой подземно или приземно расположенной почки.

В парциальных кустах старых генеративных рамет увеличивается число отмерших частей. В побеговой системе преобладают вегетативные моноциклические и дициклические побеги. Корневища в основном образуются из спящих почек, расположенных в зоне кущения. Коммуникационные корневища расщепляются на переплетенные отдельные тяжи. Кора отслаивается. Живые придаточные корни располагаются на периферии куста.

Для субсенильных и сенильных рамет характерно отсутствие растущих корневищ. Бóльшая часть куста отмерла. Побеги в парциальных кустах развиваются из спящих почек, они только вегетативные моноциклические. Небольшое число придаточных корней развивается только в основании живых удлиненных побегов.

Исследование онтогенетической структуры ценопопуляций показало, что обе ценопопуляция нормальные полночленные, зрелые. В ценопопуляции № 1 пре-

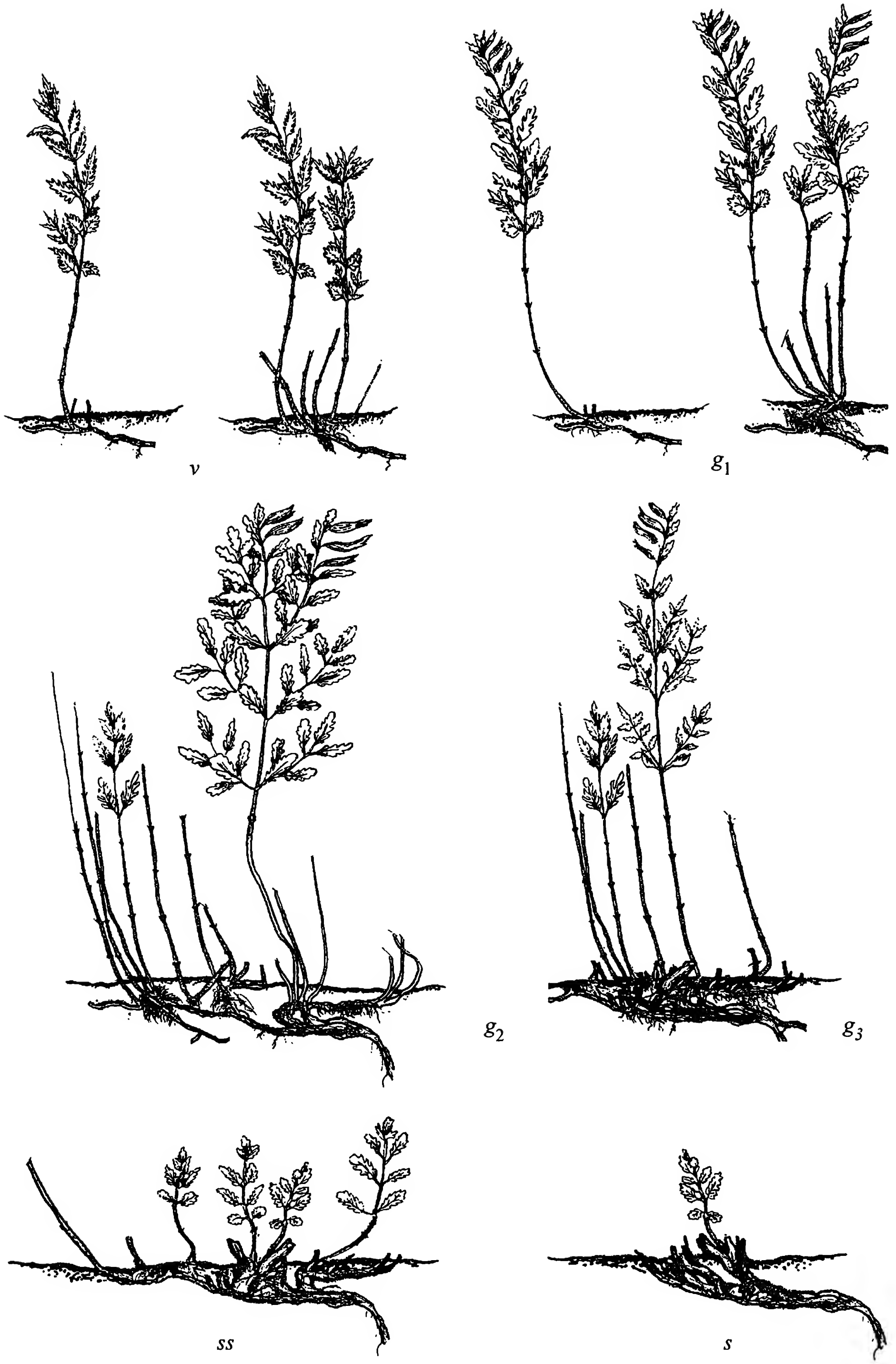


Рис. 5. Онтогенез раметы длиннокорневищно-рыхлокустовой биоморфы *Dracocephalum krylovii*.

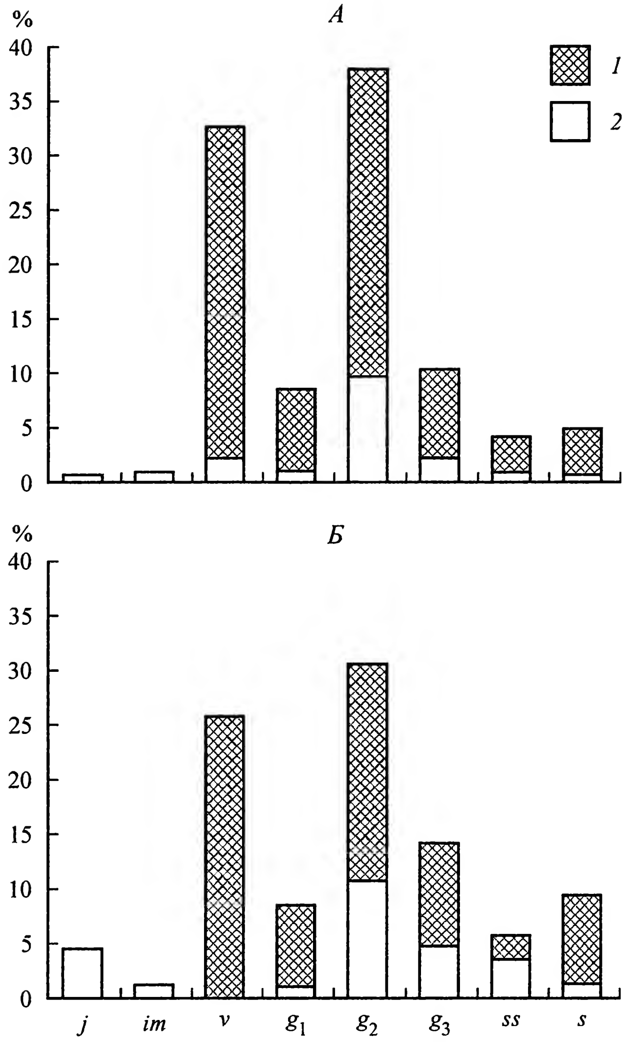


Рис. 6. Онтогенетический спектр.

А — ценопопуляция № 1; *Б* — ценопопуляция № 2. *1* — вегетативное происхождение, *2* — семенное происхождение. По оси ординат — доля особей, %.

обладают генеративные особи, доля которых составляет 56.5 %, а абсолютный максимум приходится на средневозрастные генеративные особи. Из них бóльшая часть образована вегетативным путем (77.3 %). Локальный максимум приходится на виргинильные особи (32.6 %). В целом прегенеративная фракция состоит на 93.4 % из особей вегетативного происхождения. Особи постгенеративного периода составляют 9.4 % (82.4 % — вегетативного происхождения). Незначительное количество *j* и *im* фракций (1.5 %) свидетельствует о преобладании вегетативного размножения в ценопопуляции. В ценопопуляции № 1 особи семенного происхождения не превышают 18.1 % (рис. 6).

В онтогенетическом спектре ценопопуляции № 2 максимум также приходится на средневозрастные генеративные особи. Доля генеративной фракции — 52.9 %, прегенеративной — 31.8 %, постгенеративной — 15.3 % от общего количества

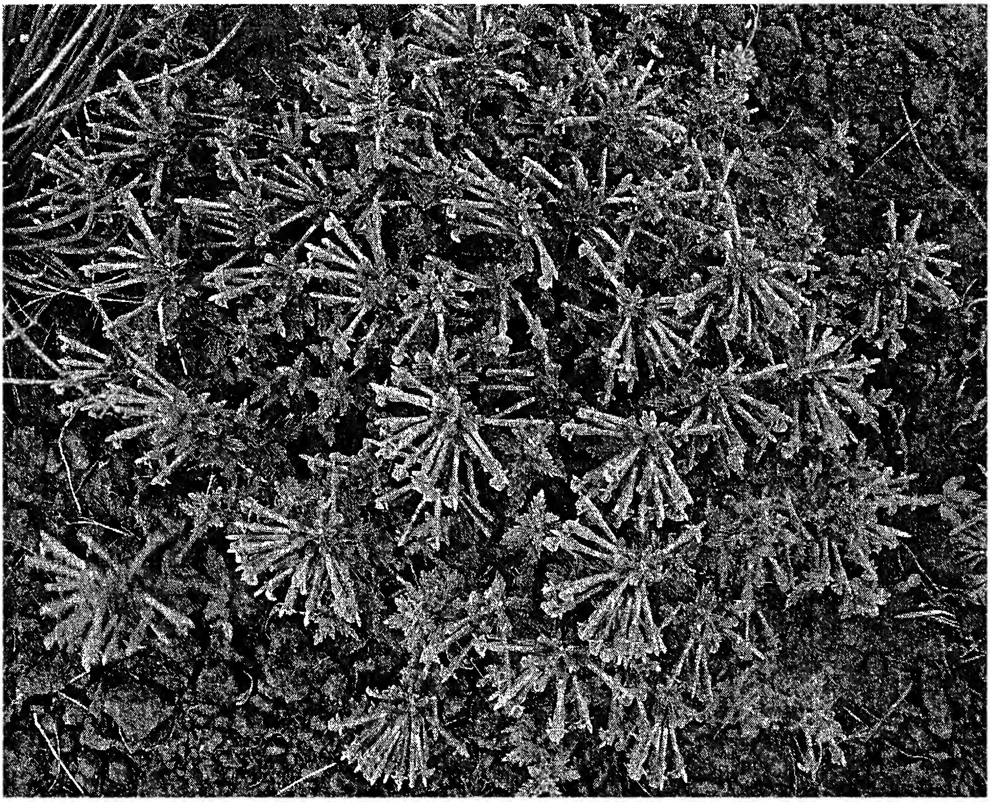


Рис. 7. *Dracocephalum krylovii* в интродукции на территории Кузбасского ботанического сада (ИЭЧ СО РАН).

особей. Доля особей, возникших вегетативно, также велика и составляет 72.9 %. Отсутствие виргинильных особей семенного происхождения, вероятно, связано с нерегулярной инспермацией.

Большое участие в ценопопуляциях средневозрастных генеративных особей объясняется смешанным самоподдержанием ценопопуляций, неглубоким омоложением рамет и большой длительностью жизни в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии.

Для сравнения онтогенетических спектров ценопопуляций использовался парный критерий Вилкоксона (Лакин, 1973). Результаты показали, что по онтогенетической структуре различий между исследованными ценопопуляциями нет ($p > 0.05$).

D. krylovii в коллекции Кузбасского ботанического сада выращивается с июля 2003 г. (рис. 7). Исходным материалом послужили живые растения (5 экз.), собранные в Горной Шории, в окрестностях пос. Усть-Кабырза, на скальных выходах по р. Мрассу. В 2004 г. растения вегетировали. Отрастают в условиях г. Кемерово в конце 3-й декады апреля (24—26), через 3 нед. переходят к бутонизации (20—21 мая), зацветают 30 мая 2005 г. Цветение длится в течение 26 дней. Семена созрели в конце 3-й декады июля, высеяны в грунт в конце сентября 2005 г. В дальнейшем предполагается проведение опытов по вегетативному размножению растений.

Опыт первичной интродукции показал, что выращивание этого вида возможно с учетом его экологических особенностей (хазмофит). Следует подбирать субстрат и высаживать змееголовник Крылова на каменистые горки.

В Красной книге Кемеровской обл. (2000) этому виду присвоен статус 1 (E) — вид, находящийся под угрозой исчезновения. Наши исследования показали, что ценопопуляции змееголовника Крылова полночленные, поддержание их идет в основном благодаря вегетативному размножению, хотя присутствует и семенное. Считаем, что следует изменить статус вида на 3 (R) — редкий, представленный небольшими популяциями, который в настоящее время не находится под угрозой исчезновения и не является уязвимым. Так как этот вид является узколокальным эндемиком, необходимы его охрана в природных местообитаниях и проведение периодических наблюдений за состоянием ценопопуляций.

Благодарности

Авторы выражают свою искреннюю признательность А. Н. Куприянову за помощь в изготовлении рисунков, А. А. Звереву за консультации по статистической обработке материалов, А. Е. Ножинкову, И. А. Шереметову за помощь в оформлении статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дюрягина Г. П., Иванова М. М. Характеристика ценопопуляций редких видов флоры Бурятии // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 7. С. 1529—1538.

Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений. Очерки популяционной биологии. М., 1988. 182 с.

Красная книга Кемеровской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / Под ред. И. М. Красноборова. Кемерово, 2000. 244 с.

Куминова А. В. Растительность Кемеровской области. Новосибирск, 1949. 167 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1973. С. 117—120.

Нозирова Г. Р. Онтогенез змееголовника иноземного (*Dracocephalum peregrinum* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2004. Т. IV. С. 71—75.

Нозирова Г. Р., Черемушкина В. А. Онтогенез змееголовника поникшего (*Dracocephalum nutans* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2004. Т. IV. С. 134—137.

Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. М.: Оверлей, 2002. Т. 2. 859 с.

Подходы к изучению ценопопуляций и консорций / Под ред. И. М. Ермаковой и др. М., 1997. 78 с.

Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М., 1986. 34 с.

Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. Т. 1. С. 465—483.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений разных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 14—44.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. Науки. 1975. № 2. С. 7—34.

Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 2. С. 119—134.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 183 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

The data are cited on the ecology, morphology, biomorphs, ontogeny, coenopopulation structure, introduction of *Dracocephalum krylovii*, an endenic species of the Mountain Shoria.

УДК 581.1 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 10

© Н. Ю. Шмакова, О. В. Шпак, Л. М. Лукьянова

СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МХОВ В ХИБИНАХ

N. Yu. SHMAKOVA, O. V. SHPAK, L. M. LUKJANOVA.

PIGMENT CONTENT IN SOME MOSS SPECIES IN KHIBINY MOUNTAINS

Полярно-альпийский ботанический сад-институт
им. Н. А. Аврорина Кольского научного центра РАН (ПАБСИ)
184256 Кировск-6, Мурманская обл., Ботанический сад
Факс (81531) 51436
E-mail: pabgi@aprec.ru

Поступила 09.08.2007

Изучено содержание фотосинтетических пигментов, диапазон колебаний этих величин в ассимилирующих органах 10 видов мхов в связи с видовым разнообразием и с условиями местообитания отдельных видов. Суммарное содержание хлорофиллов ($a + b$) в ассимилирующей массе мхов невысокое: от 4 мг/г сухой массы в избыточно увлажненных местообитаниях лесного пояса до 1.0—0.5 мг/г сухой массы у обитателей сухих горных тундр, что соответствует полученным ранее (Шмакова и др., 1996) данным о содержании хлорофилла в листьях вечнозеленых кустарников и кустарничков Хибин. По высотному градиенту содержание пигментов пластид снижается у разных мхов в разной степени: в криволесье по сравнению с лесным поясом в среднем на 10—40 %, в горной тундре — на 40—60 %. Доля хлорофиллов в ССК исследованных видов мхов во всех растительных поясах колеблется в основном в диапазоне 60—80 %.

Ключевые слова: зеленые мхи, хлорофиллы, каротиноиды, светособирающий комплекс, Хибины.

Флора мхов в Хибинах изучена весьма подробно и полно (Шляков, 1961; Константинова, Лихачев, 1987; Белкина, Лихачев, 2001). Несмотря на широкое распространение мхов в самых разных по экологии местообитаниях и их заметную роль в продуктивности многих растительных сообществ, физиологией этой группы растений до сих пор интересовались мало, для региона имеются только единичные сведения о приросте (Левина, 1960). В связи с исследованиями продуктивности горно-тундровых сообществ Хибин (Политова, 1990; Шмакова, 2006) возникла необходимость получения данных о разных функциональных характеристиках мхов, обеспечивающих их распространение и высокие адаптивные свойства. Первые результаты об особенностях физиологии некоторых видов зеленых мхов в связи с их экологией в Хибинах получены О. В. Шпак (2007).

Для исследования были выбраны виды зеленых мхов, распространенные как в лесных, так и в тундровых сообществах Хибин. Хибины представляют собой уникальную естественную лабораторию, где на небольшом удалении, при небольшом перепаде высот можно наблюдать широкий спектр микроусловий от крайне суровых местообитаний горных тундр до близких к умеренным широтам условий лесного пояса. Цель работы — получить первые сведения о содержании и организации фотосинтетических пигментов в ассимилирующих органах мхов. Анализ полученных данных позволит выявить видовое разнообразие и адаптационные особенности изученных видов (Заленский, 1977).

Материал и методика

Исследования проведены на заповедной территории ПАБСИ (67°38′ с. ш.) в трех растительных поясах — лесном (елово-березовый лес, 300—320 м над ур. м.), березовом криволесье (400 м над ур. м.), горной кустарничково-моховой тундре (580—600 м над ур. м.).

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика исследованных видов

Вид	Семейство	Краткая характеристика мест отбора образцов	Место отбора образцов		
			лесной пояс	березовое криволесье	горная тундра
Polytrichum commune Hedw.	*Polytrichaceae*	На почве, умеренно влажные участки, во всех поясах, часто	+	+	+
P. piliferum Hedw.		На камнях, каменистых россыпях, во всех поясах, нередко	+	+	+
Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G. L. Sm.		На почве, умеренно влажные участки, нередко	+	—	—
Hylocomium splendens (Hedw.) Schimp. in B. S. G.	*Hylocomiaceae*	На почве, на участках с повышенной влажностью, повсеместно	+	+	+
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.		На почве, на повышениях микрорельефа, повсеместно	+	+	+
Bryum weigelii Spreng.	*Bryaceae*	На сырой почве, по берегам ручьев и частично в воде, нередко	+	—	—
Pohlia wahlenbergii (Web. et Mohr) Andrews in Grout.		Преимущественно в избыточно влажных местообитаниях, по берегам ручьев, часто	+	—	—
Dicranum majus Sm.	*Dicranaceae*	На почве, умеренно, влажные участки, часто	+	—	—
Racomitrium microcarpon (Hedw.) Loeske	*Grimmiaceae*	На сухих и влажных камнях, каменистых россыпях и осыпях, во всех поясах, часто	+	+	+
Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske	*Amblystegiaceae*	На почве, древесине, камнях, повсеместно	+	—	—

Примечание. Частота встречаемости на территории ПАБСИ: «нередко» — 5—10 местонахождений; «часто» — 10—15 местонахождений; «повсеместно» — более 15 точек, равномерно распределенных во всех сообществах и поясах.

Названия исследованных видов и характеристика местообитаний даны по О. А. Белкиной и А. Ю. Лихачеву (2000) в табл. 1.

Для определения содержания пигментов образцы зрелых гаметофитов мхов брали 3—4 раза в течение вегетационного сезона (июнь—сентябрь). Пробы содержали полностью развитые листья, зеленые, без побуревших частей, обычно это приросты за два последних года без спорофитов, которые не содержат хлорофилла. Спиртовые вытяжки анализировали на СФ-26 (Lichtenthaler, Wellburn, 1983). Ошибка определений не превышала 10 %. Расчет доли хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) от их суммы проводили с учетом того, что, во-первых, весь хлорофилл b находится в ССК и, во-вторых, соотношение хлорофиллов a/b в ССК равно 1.2 (Lichtenthaler, 1987).

Результаты и их обсуждение

Содержанию пигментов пластид в листьях сосудистых растений разных ботанико-географических регионов посвящено много исследований. Начиная с работ В. Н. Любименко (1916) и до настоящего времени разными авторами было показа-

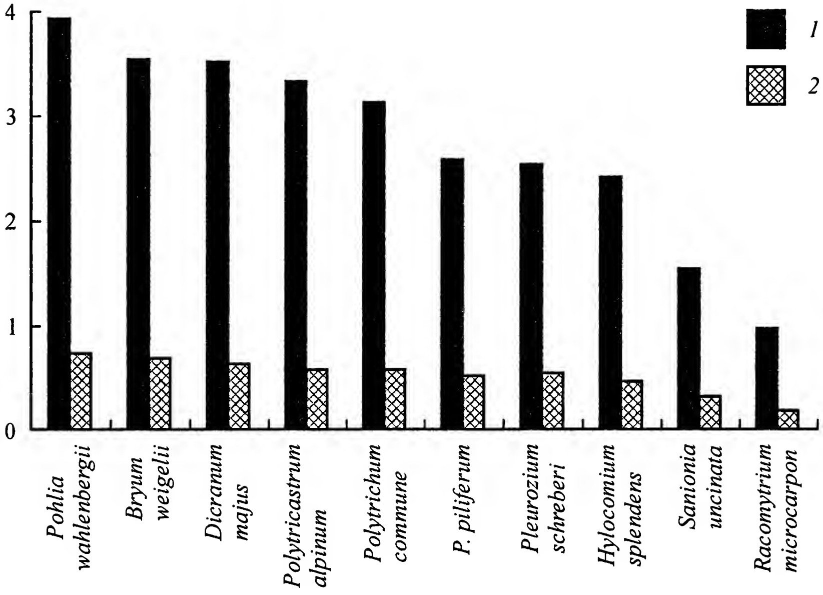


Рис. 1. Содержание пигментов пластид (мг/г сухой массы, по оси ординат) в листьях мхов лесного пояса.

1 — хлорофиллы (*а* + *б*), *2* — каротиноиды.

но, что растения экстремальных по уровням внешних факторов зон заметно отличаются от одноименных или близких видов умеренных широт низким суммарным количеством зеленых пигментов и часто повышенным — каротиноидов. Для зеленых мхов таких работ немного (Krupa, 1978; Rande, Singh, 1987; Gaberscik, 1987; Mc Call, Martin, 1991). Для Кольской Субарктики наши данные — первые.

На рис. 1 представлены величины содержания пигментов у мхов в лесном поясе за 2 года исследований (средние из 4—7 определений). Выделены 3 группы: к первой можно отнести 2 вида (*Pohlia wahlenbergii* и *Bryum weigelii*) с содержанием хлорофиллов 3.5—4 мг на г сухой массы, обычно растущие на сильно обводненных участках, с практическим отсутствием одревесневших частей в стеблях. Вторую группу — 6 видов — составляют виды наиболее распространенных семейств *Polytrichaceae*, *Hylocomiaceae* и *Dicranum majus* с содержанием хлорофиллов 2.7—3.5 мг на г сухой массы. Это относительно крупные растения средних по условиям увлажнения местообитаний, с выраженными одревесневшими хорошо облиственными стеблями. К третьей группе отнесены *Sanionia uncinata* и *Racomitrium microcarpon*, растущие на камнях и каменистых россыпях, имеющие низкое содержание хлорофиллов. Разница в содержании хлорофиллов между максимальным у *P. wahlenbergii* и минимальным у *R. microcarpon* четырехкратная. Содержание каротиноидов у исследованных видов мхов невысокое — от 0.7 мг/г сухой массы у *P. wahlenbergii* до 0.2 — у *R. microcarpon*, т. е. разница тоже почти четырехкратная.

Соотношение между компонентами пигментного комплекса у мхов в лесном поясе меняется в относительно небольших пределах (табл. 2). Так, отношение хлорофилл *a*/*b* у 8 видов — от 2.2 до 2.4 и только у двух различается — у *S. uncinata* несколько больше доля хлорофилла *a*, а у *R. microcarpon*, напротив, увеличена доля хлорофилла *b*. Отношение хлорофилл/каротиноиды колеблется от 4.8 до 5.7.

ТАБЛИЦА 2

Показатели организации пигментного комплекса мхов в разных растительных поясах Хибин

Вид	Растительный пояс	Соотношение хлорофилл/каротиноиды	Соотношение хлорофиллов *a*/*b*	Доля хлорофиллов в ССК, %
Pohlia wahlenbergii	Лес	5.5	2.4	64
Bryum weigelii		5.3	2.4	64
Dicranum majus		5.7	2.4	65
Polytrichastrum alpinum		5.5	2.3	67
Sanionia uncinata		5.0	2.7	60
Polytrichum commune		5.3	2.2	68
	Криволесье	4.8	2.2	59
	Тундра	5.0	1.7	81
Polytrichum piliferum	Лес	5.0	2.3	67
	Криволесье	3.9	2.6	61
	Тундра	3.5	2.5	63
Pleurozium schreberi	Лес	4.8	2.4	64
	Криволесье	4.3	2.6	61
	Тундра	4.4	2.6	61
Hylocomium splendens	Лес	5.0	2.4	64
	Криволесье	4.5	2.5	63
	Тундра	3.8	2.7	60
Racomitrium microcarpon	Лес	4.8	1.7	80
	Криволесье	4.1	2.0	74
	Тундра	2.8	2.3	68

Содержание хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) мхов соответственно долям хлорофиллов *a* и *b* в пуле зеленых пигментов оказалось довольно высоким — 64—68 % (табл. 2). Однако у *S. uncinata* этот показатель несколько ниже — 60 %, а у *R. microcarpon* гораздо выше — 80 %. В целом наши данные соответствуют представлениям о том, что арктические растения адаптированы к низкой освещенности и принадлежат к теневому типу (Maslova, Popova, 1993). Более того, вероятно, у *R. microcarpon*, обитающего чаще всего в виде куртин на камнях, где часто возникает дефицит влаги, т. е. в более экстремальных условиях, чем остальные изученные виды мхов, повышенное содержание хлорофиллов в ССК — признак адаптированности к таким условиям.

Помимо усредненных величин любых показателей, характеризующих наиболее часто встречающиеся уровни, большой интерес представляют данные их вариабельности. С одной стороны, это максимумы, относящиеся вероятно к генетическому потенциалу вида, его способности наиболее успешно функционировать в оптимальных условиях среды. С другой — не менее интересны и минимумы, которые тоже варьируют. Вполне вероятно, что это та граница, ниже которой в экстремальных условиях растение не выживает. Наибольшим диапазоном изменений (более чем 4-кратным) отличается *Pohlia wahlenbergii*, обитатель обильно увлажненных местообитаний (рис. 2). Максимальное содержание хлорофиллов, выявленное у этого вида, близко к таковому у травянистых многолетников этого же растительного пояса (Лукьянова и др., 1986; Шмакова и др., 1996). У гигрофильных видов *Pohlia wahlenbergii* и *Bryum weigelii* максимальные величины содержания хлорофиллов выявлены у растений, погруженных в воду ручьев в первой половине лета,

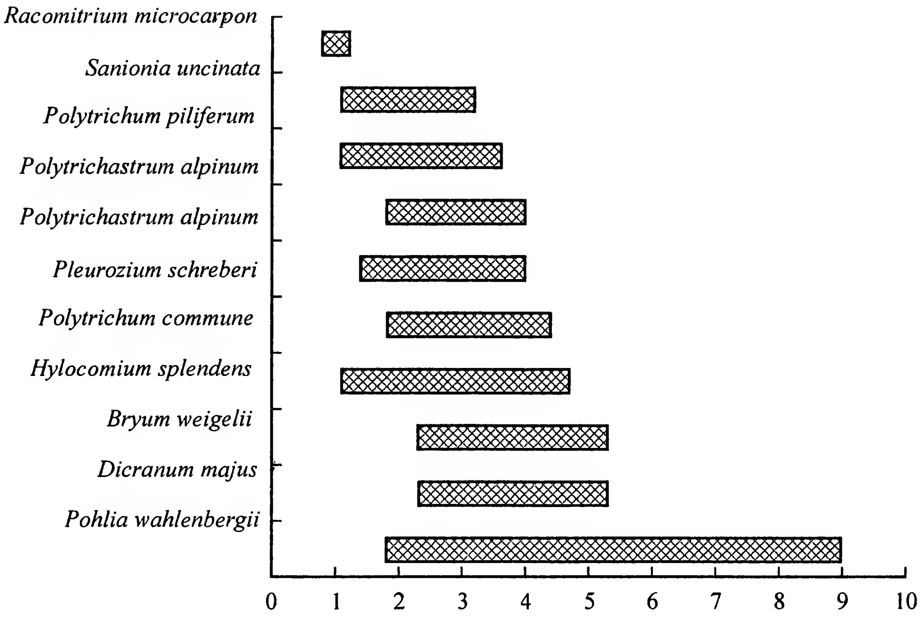


Рис. 2. Диапазон изменений величин содержания (мг/г сухой массы, по оси абсцисс) хлорофиллов (*a* + *b*) в листьях мхов лесного пояса.

минимальные — к сезону, когда вода спадает и растения оказываются если не в дефиците воды, то, во всяком случае, уже не погружены в воду полностью. Другая крайность отмечена у *Racomitrium microcarpon*, который в экстремальных условиях произрастания на камнях и осыпях обычно испытывает дефицит влаги, но даже при выпадении осадков избыток влаги весьма краток, так что границы между максимумом и минимумом весьма малы. Максимум содержания хлорофиллов у остальных изученных видов мхов колеблется от 3 до 5 мг/г сухой массы, а диапазон изменений почти одинаков — не более трехкратного. Вероятно, такой уровень генетически детерминирован для этой группы растений. Минимумы содержания хлорофиллов у всех видов колеблются в пределах 0.5—2 мг/г сухой массы. Можно предположить, что это граница, ниже которой уже невозможна фотосинтетическая деятельность.

Содержание хлорофиллов у видов, произрастающих в разных растительных поясах (рис. 3), достоверно снижается с увеличением высоты и суровости условий. При этом в криволесье и особенно в горной тундре, по сравнению с местообитаниями лесного пояса, постепенно повышается освещенность. Количество хлорофиллов снижается более значительно, чем каротиноидов. По степени снижения содержания хлорофиллов на крайних позициях находятся *Polytrichum commune*, где оно составило всего 37 %, и два вида — *P. piliferum* и *Racomitrium microcarpon* — обитатели самых сухих местообитаний, где снижение достигло 58—59 %. Это соответствует известным данным для сосудистых растений (Попова и др., 1989) и результатам из работы K. McCall, C. E. Martin (1991), где при низкой освещенности повышалось содержание хлорофиллов у мхов.

У исследованных видов мхов содержание каротиноидов снижается с высотой в разной степени, но в том же порядке, что и снижение содержания хлорофиллов (рис. 3). Это не согласуется с данными (Попова, 1967; Maslova, Popova, 1993) о том,

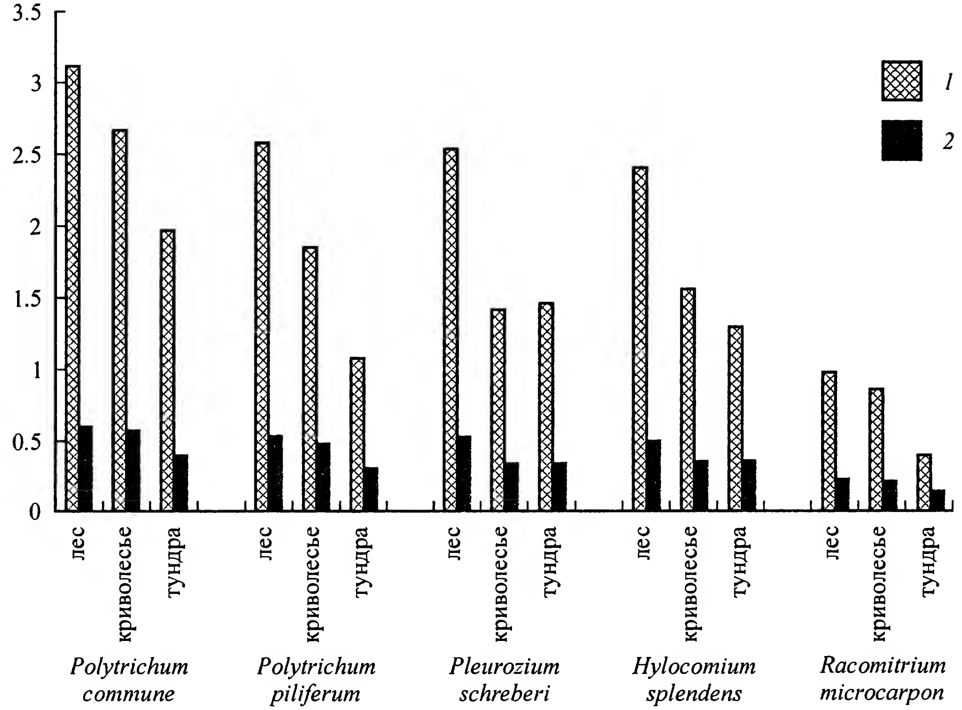


Рис. 3. Содержание пигментов пластид (мг/г сухой массы, по оси ординат) в листьях мхов в разных растительных поясах.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

что в горных районах содержание желтых пигментов в листьях растений с высотой увеличивается. Вероятно, в Хибинах отсутствие такого явления связано не столько с высотным фактором (разница в высотах всего 300—350 м), сколько с иным составом света по сравнению с южными высокогорьями (особенно в области УФ-части спектра). В таких условиях нет необходимости экранирования каротиноидами пластидного аппарата, а биосинтез желтых и зеленых пигментов тормозится низкими температурами. Несмотря на снижение количества каротиноидов в абсолютных величинах, их доля в пигментном комплексе мхов в горной тундре увеличивается, что отражено в табл. 2.

По содержанию хлорофиллов в ССК (табл. 2) у изученных мхов реакция оказалась различной. У *Polytrichum commune* в березовом криволесье величина ССК уменьшилась — здесь освещенность несколько выше, чем в лесном поясе, разница температур невелика. В горной тундре, несмотря на явно лучшие условия освещения, температура значительно снижается, вероятно, необходима перестройка фотосинтетического аппарата для более эффективного поглощения энергии. Хотя в настоящей статье не представлены материалы об особенностях CO_2-газообмена мхов (это будет предметом следующей публикации), наши данные свидетельствуют, что этот вид имеет практически одинаковую интенсивность фотосинтеза во всех растительных поясах. *Racomitrium microcarpon* последовательно снижает долю хлорофиллов в ССК с высотой, возрастание суровости условий этот вид переносит легче других. Остальные три вида, снижая содержание пигментов в ассимилирующих органах, относительно слабо реагируют на изменение условий освещения — ко-

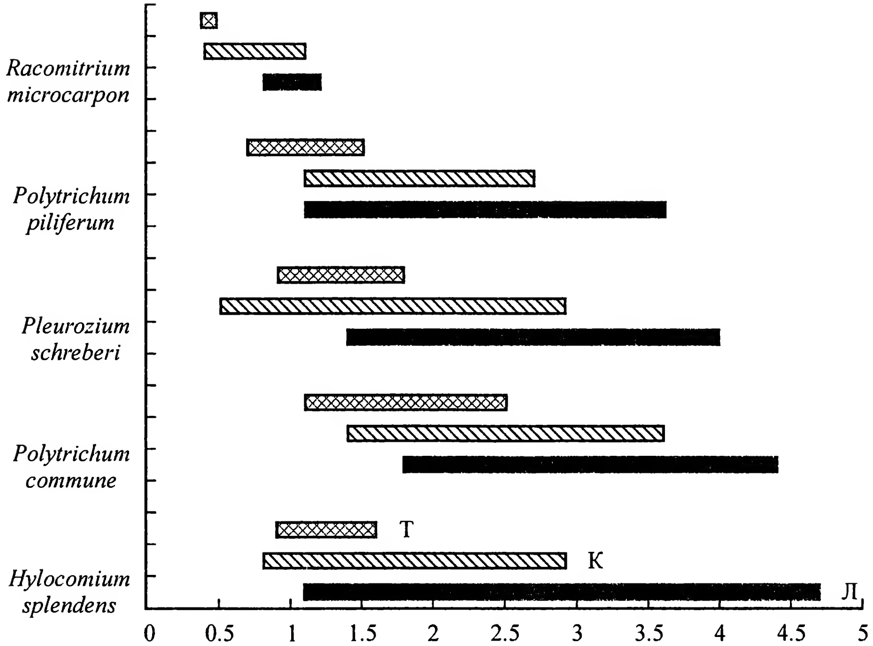


Рис. 4. Диапазон изменения величин содержания (мг/г сухой массы, по оси абсцисс) хлорофиллов ($a + b$) в листьях мхов в разных растительных поясах.

Л — лесной пояс, К — березовое криволесье, Т — горная тундра.

личество хлорофиллов в криволесье по сравнению с лесным поясом снижается, а на дальнейшее повышение освещенности реакция довольно слабая.

Вариабельность величин содержания хлорофиллов (рис. 4) тоже уменьшается с высотой, причем диапазон изменений от максимума до минимума в лесном поясе гораздо шире, чем в березовом криволесье и особенно в горной тундре.

В заключение можно сказать, что суммарное содержание хлорофиллов ($a + b$) в ассимилирующей массе мхов невысокое — от 4 мг/г сухой массы в избыточно влажных местообитаниях лесного пояса до 1—0.5 мг/г сухой массы у обитателей

ТАБЛИЦА 3

Содержание пигментов пластид
в ассимилирующих органах мхов в разных растительных поясах,
% по отношению к величине в лесном поясе

Вид	Растительный пояс	Хлорофиллы ($a + b$)	Каротиноиды
Polytrichum commune	Криволесье	85	95
	Тундра	63	66
Polytrichum piliferum	Криволесье	72	90
	Тундра	42	60
Pleurozium schreberi	Криволесье	57	63
	Тундра	57	63
Hylocomium splendens	Криволесье	65	63
	Тундра	53	71
Racomitrium microcarpon	Криволесье	90	100
	Тундра	41	70

более сухих горных тундр. Такие величины соответствуют данным по содержанию хлорофилла в листьях вечнозеленых кустарников и кустарничков Хибин (Шмакова и др., 1996). Отношение хлорофиллов *a*/*b* у мхов также ниже (соответственно 1.7—2.7 против 2.7—3.9). Полученные различия по содержанию хлорофиллов обусловлены как таксономической принадлежностью видов (наибольшие величины у видов сем. *Bryaceae*, а наименьшие — у видов семейств *Grimmiaceae* и *Amblystegiaceae*), так и условиями местообитания — первые предпочитают избыток влаги, вторые — каменистые сухие субстраты.

Содержание хлорофиллов у видов, произрастающих в разных растительных поясах, достоверно снижается с увеличением высоты и суровости условий. Снижение количества хлорофиллов более значительно, чем каротиноидов. По высотному градиенту содержание пигментов пластид уменьшается у разных мхов в разной степени: в криволесье по сравнению с лесным поясом — в среднем на 10—40 %, в горной тундре — на 40—60 % (табл. 3). Доля хлорофиллов в ССК исследованных видов мхов во всех растительных поясах колеблется в диапазоне 60—80 %. Увеличение содержания хлорофиллов в ССК у некоторых видов, вероятно, связано с адаптацией к изменениям освещенности или температуры.

Благодарности

Авторы выражают благодарность О. А. Белкиной (ПАБСИ КНЦ РАН) за помощь в выборе и определении объектов исследования. Выражаем глубокую признательность О. А. Семихатовой и Т. Г. Масловой (БИН РАН) за консультации и ценные замечания при подготовке статьи к публикации.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-97518).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белкина О. А., Лихачев А. Ю. Аннотированный список мхов (*Bryopsida*) // Мохообразные и сосудистые растения территории Полярно-альпийского ботанического сада (Хибинские горы, Кольский полуостров) / Под ред. Н. А. Константиновой. Апатиты, 2001. С. 30—45.

Заленский О. В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза // Тимирязевские чтения. Вып. 37. Л., 1977. 57 с.

Заленский О. В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза и проблемы его взаимоотношения с дыханием. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1982. 48 с.

Константинова Н. А., Лихачев А. Ю. Мохообразные территории Полярно-альпийского ботанического сада. Апатиты, 1987. С. 1—25.

Левина В. И. Определение массы ежегодного опада в двух типах соснового леса на Кольском полуострове // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 3. С. 418—423.

Лукьянова Л. М., Локтева Т. Н., Булычева Т. М. Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики. Апатиты, 1986. 126 с.

Любименко В. Н. О превращениях пигментов пластид в тканях растений // Известия АН. Петроград, 1916. Сер. 8. Т. 33. С. 1—274.

Политова Н. Ю. Запас фитомассы и некоторые аспекты продукционного процесса в сообществах горной тундры Хибин. Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1990. 19 с.

Попова И. А. О пигментах листьев памирских растений // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 11. С. 1150—1161.

Попова И. А., Маслова Т. Г., Попова О. Ф. Особенности пигментного аппарата растений различных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., 1989. С. 115—139.

Шляков Р. Н. Флора листостебельных мхов Хибинских гор. Мурманск, 1961. 249 с.

Шмакова Н. Ю. Формирование и трансформация органического вещества в растительных сообществах горной тундры Хибин. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Петрозаводск, 2006. 40 с.

Шмакова Н. Ю., Лукьянова Л. М., Булычева Т. М., Кудрявцева О. В. Продукционный процесс в сообществах горной тундры Хибин. Апатиты, 1996. 125 с.

Шпак О. В. Эколого-физиологическая характеристика мхов в Хибинах (Мурманская область) // Экологическая химия. 2007. Т. 16. Вып. 1. С. 40—45.

Gaberscik A., Martincic A. Seasonal dinamics of net photosynthesis and productivity of Sphagnum pappilosum // Lindbergia. 1987. Vol. 13. N 3. P. 15—110.

Krupa J. Photosynthesis rate in moss leaves of various anatomical structure // Acta Soc. bopt. pol. 1978. Vol. 47. N 4. P. 391—402.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids — pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in enzymology. New York, 1987. Vol. 148. P. 350—382.

Lichtenthaler H. K., Wellburn A. R. Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents // Biochem. Soc. Trans. 1983. Vol. 11. N 5. P. 591—592.

Maslova T. G., Popova I. A. Adaptive properties of the plant pigment systems // Photosynthetica. 1993. Vol. 29. N 2. P. 195—203.

McCall K. K., Martin C. E. Chlorophyll concentrations and photosynthesis in three-forest understory mosses in Northeastern Kansas // The Bryologist. 1991. Vol. 94. N 1. P. 25—29.

Rande N., Singh J. S. Pigment concentration of ten bryophytes from Nainitai, Kumaun, Himalayas // Proc. Indian Acad. Sci (Plant Sci). 1987. Vol. 97. N 1. P. 75—79.

SUMMARY

The content and organization of photosynthetic pigments in the leaves of 10 moss species in Khibiny Mountains were investigated in the context of species diversity and the environmental conditions. The content of chlorophyll was from 4 mg/g dry mass in wet forest habitats to 1—0.5 mg/g dry mass in dry tundra habitats. These data are in accordance with the corresponding ones for evergreen dwarf shrubs in Khibiny. The share of chlorophyll in light-harvesting complex was 60—80 % in most of the investigated moss species.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.542.1

© Н. Н. Цвелёв

О РОДЕ *ELYMUS* L. (*POACEAE*) В РОССИИ

N. N. TZVELEV. ON THE GENUS *ELYMUS* (*POACEAE*) IN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 12.03.2008

Приводится перечень известных на территории России 52 видов рода *Elymus*, расположенных в порядке принятой системы. 1 подсекция, 4 вида, 4 разновидности описаны как новые для науки. Дается много новых комбинаций для таксонов различных рангов. Для впервые указанных для России (в том числе новых для науки) таксонов даны необходимые комментарии.

Ключевые слова: *Elymus*, список видов, система рода, Россия, новые таксоны.

Выдающийся российский ботаник С. А. Невский (1933, 1934, 1936) при обработке трибы *Triticeae* семейства злаков для многотомного издания «Флора СССР» впервые разделил ранее широко принимавшийся род *Agropyron* Gaertn. на роды *Agropyron* s. str., *Elytrigia* Desv., *Anthosachne* Steud. и *Roegneria* Nevski. Им было отмечено довольно тесное родство двух последних родов с небольшой группой видов рода *Elymus* L. s. l., которую он отнес к особому роду *Clinelymus* (Griseb.) Nevski, включавшего однако выбранный позднее лектотип рода *Elymus*. Многочисленными и очень ценными исследованиями по геномному анализу многолетних видов трибы *Triticeae*, выполненными американским генетиком D. R. Dewey и поддержанными известным генетиком A. Löve, было установлено отсутствие сколько-нибудь существенных морфологических и генетических различий между родами *Elymus* s. str. (=*Clinelymus*), *Anthosachne* и *Roegneria*, и они были объединены в один род *Elymus* s. l., являющийся наиболее крупным родом трибы *Triticeae*. В таком довольно широком объеме род *Elymus* был принят нами в сводке «Злаки СССР» (Цвелёв, 1976).

В последнее время гербарные материалы по роду *Elymus*, хранящиеся в Гербарии Ботанического института РАН (LE), были критически просмотрены нами в пределах России, разумеется, с учетом данных, имеющихся в последних флористических сводках по Дальнему Востоку (Пробатова, 1985, 2006), Сибири (Пешкова, 1990), Европейской России (Цвелёв, 2006) и Кавказу (Цвелёв, 2007). В результате нами установлено присутствие в России 52 видов этого рода с несколькими разновидностями, некоторые из которых со временем также могут оказаться видами. Мы отказались от принятия ранга подвидов для многих видов, считая это, как и в ряде других крупных родов злаков (например, *Poa* L.), невозможным из-за трудностей в оценке значения отдельных признаков и широкого распространения гибридизации. Например, здесь часто трудно решить, чему придавать большее значение: присутствию—отсутствию остей на нижних цветковых чешуях или присутствию—отсутствию на них трихом (волосков или шипиков).

Ниже мы приводим перечень таксонов рода *Elymus* в России, расположенных в порядке принятой нами системы. Данные о распространении видов приведены в цитированных выше основных источниках. Если вид отсутствует в сводке «Злаки СССР», то дается ссылка на работу, в которой он приведен для России. Диагнозы новых таксонов и необходимые комментарии к некоторым малоизвестным таксонам приведены после перечня. Для секций и подсекций указаны их типы или лектотипы.

Elymus L., nom. conserv. — Typus: *E. sibiricus* L.

Sect. 1. *Turczaninovia* (Nevski) Tzvel. — Typus: *E. dahuricus* Turcz. ex Griseb.

1. *E. dahuricus*. — 2. *E. franchetii* Kitag. (см. ниже). — 3. *E. woroschilowii* Probat. (1985, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 1 : 113). — 4. *E. excelsus* Turcz. ex Griseb.

Sect. 2. *Goulardia* (Husnot) Tzvel. — Typus: *E. caninus* (L.) L.

Subsect. 1. Curvati (Nevski) Tzvel. comb. et stat. nov. — *Roegneria* ser. *Curvatae* Nevski, 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 2 : 47. — Typus: *E. fedtschenkoi* Tzvel. (=*Agropyron curvatum* Nevski, non *Elymus curvatus* Piper, 1903).
5. *E. fedtschenkoi*. — 6. *E. nevskii* Tzvel. (Пешкова, 1990, во Фл. Сиб. 2 : 26). — 7. *E. gmelinii* (Ledeb.) Tzvel.

Subsect. 2. Subsecundi (Nevski) Tzvel. comb. et stat. nov. — *Roegneria* ser. *Subsecundae* Nevski, 1936, l. c.: 49. — Typus: *E. uralensis* (Nevski) Tzvel.
8. *E. mutabilis* (Drob.) Tzvel. — 9. **E. barbulatus (Nevski ex Tzvel.) Tzvel. comb. et stat. nov.** (=*E. mutabilis* subsp. *barbulatus* Nevski ex Tzvel. 1973, Новости сист. высш. раст. 10 : 22). — 10. *E. transbaicalensis* (Nevski) Tzvel. — 11. *E. komarovii* (Nevski) Tzvel. — 12. *E. prokudinii* (Sered.) Tzvel. — 13. *E. viridiglumis* (Nevski) Czer. (1981, Сосуд. раст. СССР: 351). — 14. *E. uralensis*. — 15. *E. karakabinicus* Kotuch. (см. ниже). — 16. *E. buschianus* (Roshev.) Tzvel. — 17. *E. troctolepis* (Nevski) Tzvel.

Subsect. 3. Pendulini (Nevski) Tzvel. comb. et stat. nov. — *Roegneria* ser. *Pendulinae* Nevski, 1936, l. c.: 50. — Typus: *E. pendulinus* (Nevski) Tzvel.
18. *E. pendulinus*. — 19. *E. brachypodioides* (Nevski) Peschkova. — 20. *E. vernicosus* (Nevski ex Grub.) Tzvel. (см. ниже).

Subsect. 4. Ciliares (Nevski) Tzvel. comb. et stat. nov. — *Roegneria* ser. *Ciliares* Nevski, 1936, l. c.: 46. — Typus: *E. ciliaris* (Trin.) Tzvel.
21. *E. ciliaris*. — 22. *E. amurensis* (Drob.) Czer. (1981, l. c.: 348).

Subsect. 5. Canini (Nevski) Tzvel. comb. et stat. nov. — *Roegneria* ser. *Caninae* Nevski, 1936, l. c.: 51. — Typus: *E. caninus* (L.) L.
23. *E. kamoji* (Ohwi) Chen (см. ниже). — 24. *E. caninus*.

Subsect. 6. Trachycauli Tzvel. subsect. nov. — Glumae sat magnae, vulgo lemmatis subaequilongae. Lemmata apicem excluso glabra et laevia, inermia vel aristis ad 3 mm lg. — Колосковые чешуи довольно крупные, обычно почти равные по длине нижним цветковым чешуям. Нижние цветковые чешуи, исключая верхушку, голые и гладкие, без ости или с остью до 3 мм дл. — Typus: (тип): *E. trachycaulus* (Link) Gould et Shinners.
25. *E. trachycaulus*. — 26. *E. novae-angliae* (Scribn.) Tzvel. — 27. *E. kamczadalorum* (Nevski) Tzvel. — 28. *E. charkeviczii* Probat. (1985, l. c.: 118).

Subsect. 7. Boreales (Nevski) Tzvel. comb. et stat. nov. — *Roegneria* ser. *Boreales* Nevski, 1936, l. c.: 54. — Typus: *R. borealis* (Turcz.) Nevski = *Elymus scandicus* (Nevski) Khokhr., non *E. borealis* Scribn. 1900.

29. *E. lenensis* (M. Popov) Tzvel. — 30. *E. versicolor* Khokhr. (1981, в сборн. Биология раст. и фл. севера Дальн. Вост.: 13); Пробат. 2006, Фл. росс. Дальн. Вост., Дополн. и измен.: 583). — 31. *E. scandicus* (Nevski) Khokhr. (1985, Фл. Магад. обл.: 67). — 32. *E. kronokensis* (Kom.) Tzvel. — 33. **E. probatovae Tzvel. sp. nov.** (см. ниже). — 34. *E. vassiljevii* Czer. (1981, l. c.: 351). — 35. *E. hyperarcticus* (Polun.) Tzvel. — 36. *E. sajanensis* (Nevski) Tzvel.

Subsect. 8. Pubescentes (Nevski) Tzvel. comb. et stat. nov. — *Roegneria* ser. *Pubescentes* Nevski, 1936, l. c.: 55. — Typus: *Roegneria trinii* Nevski = *E. jacutensis* (Drob.) Tzvel.

37. *E. macrourus* (Turcz.) Tzvel. — 38. *E. turuchanensis* (Reverd.) Czer. (1981, l. c.: 351). — 39. *E. jacutensis* (=*Elytrigia kaachemica* Lomonosova et Krasnoborov). — 40. *E. ircutensis* Peschkova (1990, l. c.: 23). — 41. *E. zejensis* Probat. (1985, l. c.: 123). — 42. *E. magadanensis* Khokhr. (1978, Бюл. Главн. бот. сада АН СССР, 109 : 24; Пробат. 2006, цит. соч.: 381).

Subsect. 9. Fibrosi (Nevski) Tzvel. comb. et stat. nov. — *Roegneria* ser. *Fibrosae* Nevski, 1936, l. c.: 55. — Typus: *E. fibrosus* (Schrenk) Tzvel.

43. *E. fibrosus.* — 44. *E. subfibrosus* Tzvel. — 45. **E. amgensis Tzvel. sp. nov.** (см. ниже).

Sect. 3. *Clinelymopsis* (Nevski) Tzvel. — Typus: *E. caucasicus* (C. Koch) Tzvel.

46. *E. caucasicus.*

Sect. 4. *Elymus.*

47. *E. confusus* (Roshev.) Tzvel. — 48. **E. peschkovae Tzvel. nom. nov.** (см. ниже). — 49. **E. khokhrjakovii Tzvel. sp. nov.** (см. ниже). — 50. *E. sibiricus* L. — 51. *E. schrenkianus* (Fisch. et C. A. Mey.) Tzvel. — 52. *E. pamiricus* Tzvel. (Пешкова, 1985, l. c.: 42).

Elymus franchetii Kitag. 1960, Journ. Jap. Bot. 43, 6 : 189; Kitag. 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 86, quoad nom.; Пешкова, 1985, Новости сист. высш. раст. 22 : 40. — *E. dahuricus* var. *cylindricus* Franch. 1884, Pl. Daviol. 1 : 341. — *E. cylindricus* (Franch.) Honda, 1930, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo, sect. 3, 3, 1 : 17, non Pohl, 1810.

Этот вид был впервые приведен для российского Дальнего Востока Г. А. Пешковой (1985 : 40), которая отличает его от *E. dahuricus* сильно отогнутыми в сторону остями, а от *E. excelsus* — колосковыми чешуями, почти равными по длине прилежащим нижним цветковым чешуям и постепенно суженными к верхушке в ость 2—7(10) мм дл. Наш просмотр материалов Гербария LE подтвердил широкое распространение *E. franchetii* на Дальнем Востоке, однако мы считаем основным отличием его от *E. dahuricus*, кроме сильно отогнутых в сторону остей, гладкие в большей части своей спинки нижние цветковые чешуи, тогда как у *E. dahuricus* они по всей или почти по всей поверхности шероховатые от шипиков. Хотя в основной ареал *E. franchetii* входят юг Дальнего Востока, включая Сахалин, и восточные провинции Китая, откуда он описан (в Гербарии LE имеется его несомненный изотип или тип: «Environs de Pekin, N 518, leg. A. David»), он спорадически встречается также в Прибайкалье (близ Байкала и в окрестностях Кяхты), на юге Красноярского края и даже на Алтае. В отличие от него *E. dahuricus* s. str. обычен на Алтае, юге Красноярского края и в Туве, в Прибайкалье и Амурской обл., но заходит также на Курильские острова («о. Итуруп, окр. пос. Рейдово, на склоне морской террасы, 20 VIII 1968, N 31, В. Селедец»), возможно, в качестве заносного растения. Его экземпляров из Приморского края и Сахалина мы не видели.

Ксерофильные приморские популяции *E. franchetii* s. l. с более узкими листьями и часто с сизоватым налетом описаны Н. С. Пробатовой с юга Приморского края в качестве особого вида — *E. woroschilovii*. Он указывается автором также для Сахалина и южных Курильских островов. Г. А. Пешкова придает этому виду ранг подвида — *E. franchetii* subsp. *pacificus* (Probat.) Peschkova (1985 : 40), и он действительно слабо отграничен от *E. franchetii*. Слабо отличаются друг от друга также *E. franchetii* и *E. excelsus*, различия между которыми по величине чешуй колоска (по Пешковой) явно не выдержаны. Более бросаются в глаза габитуальные различия: типичные особи *E. excelsus* имеют более толстые стебли, более широкие (8—15 мм шир.) листья и более толстые колосья, однако они могут быть результатом обитания на более влажных и богатых почвах, что желательно проверить экспериментально. *E. excelsus* известен с Алтая (бывший Бийский и Змеиногорский уезды), Читинской обл., где он очень редок, Амурской обл. и Приморского края, а также с о-ва Сахалин. Кроме того в Гербарии LE имеется сомнительный экземпляр с Кунашира («Близ пос. Алехино, песчаный берег моря, 1 VIII 1961, Б. Бутовский»).

Хотя *E. dahuricus* обычно довольно четко отграничен от *E. franchetii* и *E. excelsus*, изредка встречаются его популяции, уклоняющиеся к этим видам и, возможно, имеющие гибридное происхождение. Их можно отметить в качестве разновидностей: **E. dahuricus var. cziticus Tzvel. var. nov.** (Aristae 17—23 mm lg., valde et arcuate curvatae. Typus: «Prov. Czita, ad fl. Aj, in saliceto, 3 VIII 1909, G. Stukov» — LE) с сильно и дуговидно отогнутыми в сторону остями и **E. dahuricus var. excelsiformis Tzvel. var. nov.** (Culmi crassi, 100—140 cm alti; foliorum laminae 6—12 mm lt. — Typus: «Transbaicalia, inter fl. Nercza et Kuenga, in viciniis pag. Staryj Olov, angustiae Areda, in agris derelictis, 28 VII 1911, N 2105, V. Sukaczev, G. Poplavskaja» — LE), очень похожая на *E. excelsus*, но с шероховатыми по всей поверхности нижними цветковыми чешуями и почти прямыми остями.

Отметим, что в литературе по Китаю (Kitagawa, 1979 : 86; Chen, Zhu, 2006 : 405) отличия *E. franchetii* от *E. dahuricus* указаны неправильно. Другой китайский вид этого же родства — *E. tangutorum* (Nevski) Hand.-Mazz. — отличается от *E. dahuricus* не только более короткими остями и размерами колосковых чешуй, как это указано Пешковой (1985), но и нижними цветковыми чешуями, по всей поверхности покрытыми не шипиками, а очень короткими прижатыми щетинками. Очень короткие (3—6 мм дл.) ости нижних цветковых чешуй имеются еще у описанной также из Китая (пров. Шаньси) разновидности *E. dahuricus* var. *brevisetus* Ohwi, имеющей однако шероховатые нижние цветковые чешуи. Мы считаем, что эта разновидность вполне заслуживает ранга самостоятельного вида, который мы называем в честь известного российского ботаника, исследователя пустынь М. П. Петрова. Типа разновидности Ohwi мы, к сожалению, не видели и потому предпочитаем считать типом этого вида имеющийся в Гербарии LE экземпляр. От еще одного близкого вида — *E. xiningensis* Cai (1993, Acta Bot. Boreal.-Occid. Sin. 13, 1 : 71), описанного из горного Цинхая (2600 м), наш вид отличается шероховатыми, а не рассеянно и коротко волосистыми нижними цветковыми чешуями и более узкими листьями.

Elymus petrovii Tzvel. sp. nov. — *E. dahuricus* var. *brevisetus* Ohwi, 1943, Journ. Jap. Bot. 19 : 168; Цвел. 1968, в Раст. Центр. Азии, 4 : 215. — Planta dense caespitosa, 80—140 cm alta. Culmi laeves. Foliorum laminae 2—5 mm lt., convolutae, subtus sublaeves, supra valde costatae et scabrae. Spicae sat densae, rectae, spiculis binis, 2—3-floris. Rachilla minute scabra. Glumae lanceolatae, 3(5)-nerves, scabrae, lemmatis vix breviores, apice arista ad 2 mm lg. Lemmata 7—9 mm lg., scabra, arista 3—6 mm lg. Paleae lemmatis subaequales, secus carinas scabrae, inter carinas scabriusculae. — Плотнодерновинное растение 80—140 см. выс. Стебли гладкие. Пластинки листьев 2—5 мм шир., вдоль свернутые, снизу почти гладкие, сверху сильно ребристые и шероховатые. Колосья довольно густые, прямостоячие, с 2—3-цветковыми колосками, расположенными обычно по 2. Ось колоска очень коротко шероховатая. Колосковые чешуи ланцетные, с 3(5) жилками, шероховатые, едва короче нижних цветковых чешуй, на верхушке с остью до 2 мм дл. Нижние цветковые чешуи 7—9 мм дл., шероховатые, с остью 3—6 мм дл. Верхние цветковые чешуи равные нижним, вдоль килей шероховатые, между килей с рассеянными шипиками.

Typus (тип): «China, prov. Gansu, Czshane, 55 km occidentaliter versus a opp. Junczan, steppa cismontana, 16 VIII 1958, M. Petrov». — «Китай, пров. Ганьсу, Чжанъе, в 55 км к западу от г. Юнчан, предгорная степь, 16 VIII 1958, М. Петров» — LE, cum isotypo.

Affinitas (родство). A speciebus proximis differt: a *E. dahuricus* Turcz. ex Griseb. — lemmatum aristis rectis, 3—6 mm lg., a *E. xiningensis* Cai — lemmatis scabris et foliis angustioribus.

Elymus karakabinicus Kotuch. 1992, Бот. журн. 77, 6 : 89.

Этот относительно недавно описанный с Казахстанского Алтая («Южный Алтай, хр. Тарбагатай, Каракабинская впадина, 1800 м, остепненные луга, 25 VIII 1984, Ю. Котухов») вид впервые приводится для российского Алтая: «Ойротская авт. обл., окр. сел. Усть-Коксы Уймонской волости, Уймонская долина, 2 VIII 1924, П. Сердюков» (LE). Близок к *E. mutabilis* (Drob.) Tzvel., но нижние цветковые чешуи почти гладкие с остью 7—11 мм дл., а ось колоска покрыта мельчайшими щетинками, а не волосками.

Elymus kamoji (Ohwi) Chen, 1988, Bull. Nanjing Bot. Gard. 1987 : 9; Chen et Zhu, 2006, Fl. of China, 22 : 422. — *Agropyron kamoji* Ohwi, 1942, Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto) 11 : 179. — *A. semicostatum* Nees var. *transiens* Hack. 1903, Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 3 : 507. — *A. tsukushiense* (Honda) Ohwi var. *transiens* (Hack.) Ohwi, 1953, Fl. Jap.: 106. — *Elymus tsukushiensis* auct. non Honda: Пробат. 2006, Раст. Дальн. Вост., Дополн. и измен., 382.

Н. С. Пробатова (цит. соч.) впервые привела этот восточноазиатский вид для России (Хасанский р-н Приморского края и о-в Кунашир) в качестве разновидности с голыми, а не коротковолосистыми нижними цветковыми чешуями близкого вида *E. tsukushiensis*. В настоящее время эта разновидность принимается за самостоятельный вид, чего она, несомненно, заслуживает. Длинными прямыми остями этот вид похож на *E. caninus*, но ось колоска у него покрыта мельчайшими щетинками, а не волосками. Кроме того для него приводится очень редкое для рода хромосомное число 2n = 42.

Elymus vernicosus (Nevski ex Grub.) Tzvel. 1868, в Раст. Центр. Азии, 4 : 219. — *E. pendulinus* subsp. *brachypodioides* auct. non (Nevski) Tzvel.: Цвел. 1976, Злаки СССР: 117, p. p.

Этот описанный с Гобийского Алтая вид ранее присоединялся нами к *E. brachypodioides*, принимавшийся за подвид ранее описанного вида *E. pendulinus*. Повторный просмотр гербарных материалов по этим таксонам показал, что, несмотря на присутствие некоторых «переходов» между ними, все они имеют определенную географическую приуроченность. Более ксерофильный *E. vernicosus* распространен главным образом в полупустынных районах Центральной Азии, откуда он заходит лишь в пограничные районы Сибири: «Ойротия, р. Аргут близ впадения р. Иедыгем, южный каменистый склон, Б. Шишкин и др.», «Забайкальская обл., бас. Онона, окр. сел. Усть-Илинского, на лугах левого берега р. Онона, 10 VII 1911, В. Смирнов», «Бурятия, сел. Бичура, д. Гагит, каменистый склон, 21 VII 1965, Г. Пешкова». Отличающийся от *E. vernicosum* лишь густо, но очень коротко волосистыми (а не голыми) узлами стеблей *E. brachypodioides* распространен в Южной Сибири от Алтая до Читинской обл. заметно севернее выше указанных пунктов в менее аридных условиях и заходит в Амурскую обл., низовье Амура и в Ханкайский р-н Приморского края на Дальнем Востоке. Этот вид преимущественно открытых каменистых местообитаний. Третий вид — *E. pendulinus* — главным образом лесное растение, распространенное в Приморском крае и в бассейне Среднего Амура. Он отличается нижними цветковыми чешуями, не только в верхней части, но и по бокам более или менее волосистыми. Узлы стеблей у него обычно слабо волосистые, но могут быть также голыми или более обильно волосистыми.

Листовые пластинки *E. pendulinus* s. str. могут быть сверху голыми (как у типа) или довольно густо волосистыми у разновидности **E. pendulinus var. yezoense (Honda) Tzvel. comb. et stat. nov.** (=*Agropyron yezoense* Honda, 1929, Bot. Mag. Tokyo, 43, 510 : 292, non *Elymus yezoensis* Honda, 1930). В Гербарии LE имеется достоверный экземпляр этого таксона, определенный J. Ohwi, с этикеткой «*Agropyron yezoense* Honda. Pl. Japon. J. Ohwi N 4910, Yezo, Shari, 6 VII 1934, J. Ohwi», по которому видно, что он ничем кроме волосистых сверху листьев не отличается от типичных экземпляров *E. pendulinus*. Однако он дважды был переведен в род *Elymus* под названиями *E. nipponicus* Jaaska (1974, Eesti NSV Tead. Akad. Toim., Biol. 23, 1 : 6) и *E. kurilensis* Probat. (1985, l. c.: 116). Н. С. Пробатова приводит свой вид для южных Курил и о-ва Монерон, отличая его от *E. pendulinus* более узкими, обычно вдоль свернутыми листьями, что не соответствует приведенному выше экземпляру *Agropyron yezoense* из Японии. Вероятно, он является особым, еще не описанным видом, но материала по нему мы не видели.

Elymus probatovae Tzvel. sp. nov. — *Agropyron violaceum* (Hornem.) Lange var. *latiglume* Scribn. et Smith, 1897, Bull. U. S. Dept. Agric. Div. Agrost. 4 : 30. — *A. latiglume* (Scribn. et Smith) Rydb. 1909, Bull. Torr. Bot. Club, 36 : 539, non *Elymus latiglumis* Phil. 1864. — *Roegneria latiglumis* (Scribn. et Smith) Nevski, 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 2 : 55. — *Elymus sajanensis* subsp. *hyperarcticus* auct. non (Polun.) Tzvel.: Цвел. 1976, цит. соч.: 121, quoad pl. kamtch. — *E. hyperarcticus* auct. non (Polun.) Tzvel.: Пробат. 1985, цит. соч.: 122. — Planta laxe caespitosa, 30—60 cm alta. Culmi in nodis brevissime pilosi. Foliorum laminae 1.2—4 mm lt., vulgo planae, virides, utrinque breviter pilosi. Spicae 3—8 cm lg., densae. Rachilla breviter pilosa. Glumae lemmatis 1—2 mm breviores, 3—5-nerviae, secus nervos scabrae, late lanceolatae, prope apicem late membranaceae et subito apiculatae. Lemmata 7.5—10 mm lg., scabra, aculeolis in pilos breves transeuntibus, apice arista 2—4 mm lg. Paleae lemmatis aequales, secus carinas scabrae. — Рыхлодерновинное растение 30—60 см выс. Стебли в узлах, очень коротко волосистые. Листовые пластинки 1.2—4 мм шир., обычно плоские, зеленые, с обеих сторон коротко волосистые. Колосья 3—8 см дл., густые. Ось колосков коротковолосистая. Колосковые чешуи на 1—2 мм короче нижних цветковых, с 3—5 жилками, по жилкам шероховатые, широколанцетные, близ верхушки широкоперепончатые и внезапно переходящие в острие. Нижние цветковые чешуи

7.5—10 мм дл., шероховатые, с шипиками, переходящими в короткие волоски, на верхушке с остью 2—4 мм дл. Верхние цветковые чешуи равные нижним, вдоль килей шероховатые.

Typus (тип): «Камчатка, седловина Никольской сопки у обрыва к морю, часто, 22 VIII 1969, N 2233, Н. Пробатова» (LE, iso — VLAD).

Paratypi (паратипы): «Камчатка, сел. Еловка, скалы Камня, 1 X 1929, N 1129, П. Новограбленов», «Камчатка, Быстринский р-н, окр. пос. Эссо, долина р. Быстрой Козыревской в 12 км ниже сел. Скалы, скалы над дорогой, 10 IX 1969, N 2461, Н. Пробатова».

Affinitas (родство). A *E. vassiljevii* Czer. et *E. alascano* (Scribn. et Merr.) A. Löve glumis latioribus et foliorum laminis utrinque breviter pilosis differt. — От *E. vassiljevii* и *E. alarcanus* отличается более широкими колосковыми чешуями и с обеих сторон коротковолосистыми листовыми пластинками.

Species in honorem botanici rossici excellentis et speciei collectori — N. S. Probatova denominata est.

Камчатские образцы *Elymus* с широкими притупленными колосковыми чешуями, волосистыми нижними цветковыми чешуями и коротковолосистыми с обеих сторон листьями были ошибочно отнесены нами и Н. С. Пробатовой к высокоарктическому виду *E. hyperarcticus*, описанному с Баффиновой Земли. Теперь мы убедились, что они принадлежат к кордильерскому виду, описанному как *Agropyron latiglume*. Поскольку в роде *Elymus* это название не может быть принято, а его типа мы не видели, предпочитаем описать их в качестве нового вида, названного в честь выдающегося дальневосточного ботаника и знатока злаков Н. С. Пробатовой. Типичный *E. hyperarcticus* — это небольшие (15—35 см выс.) растения с густо волосистыми по всей поверхности как нижними цветковыми, так и колосковыми чешуями и обычно коротковолосистыми с обеих сторон узкими листьями. В Гербарии LE его образцы из России имеются только с известняковых обнажений о-ва Врангеля, откуда он был описан как подвид *Roegneria villosa* subsp. *coerulea* Jurtz. (1989, Бот. журн. 64, 1 : 113).

Elymus amgensis Tzvel. sp. nov. — Planta laxe caespitosa, 60—120 cm alta. Culmi glabri et laeves. Foliorum laminae 4—8 mm lt., planae, virides, scabrae, supra sat dense pilosae. Spicae 10—20 cm lg., laxae, spiculis valde distantibus. Spiculae 2—5-florae. Rachilla breviter pilosa. Glumae 7—8 mm lg., 3—5-nerves, lemmatis sesqui breviores, intus glabrae, apice sensim in arista 1—2 mm lg. abeuntes. Lemmata 9—11 mm lg., glabra et laevia, sed prope apicem scabriuscula et ad basin paulo pilosa, apice arista 7—13 mm lg. recta vel paulo curvata. Paleae lemmatis subaequales, secus carinas scabrae, inter carinas glabrae. Antherae 1.5—2 mm lg. — Рыхлодерновинное растение 60—120 мм выс. Стебли голые и гладкие. Колосья 10—20 мм дл., рыхлые, с сильно расставленными колосками. Колоски с 2—5 цветками. Ось колоса коротковолосистая. Колосковые чешуи 7—8 мм дл., с 3—5 жилками, в 1.5 раза короче нижних цветковых чешуй, с внутренней стороны голые, на верхушке постепенно переходящие в ость 1—2 мм дл. Нижние цветковые чешуи 9—11 мм дл., голые и гладкие, но близ верхушки немного шероховатые, а у основания немного волосистые, на верхушке с прямой или немного согнутой остью 7—13 мм дл. Верхние цветковые чешуи почти равные нижним, по килям шероховатые, между килями голые. Пыльники 1.5—2 мм дл.

Typus (тип): «Jacutia, fl. Amga in 12 verst ad ostium, ad ripam, 2 VIII 1925, N 972, V. Drobov, A. Tarabukin». — «Якутия, р. Амга в 12 верстах от устья, берег реки, 2 VIII 1925, N 972, В. Дробов, А. Тарабукин» (LE, cum isotypo).

Affinitas (родство). A speciebus affinibus differt: a *E. subfibrosus* Tzvel. — aristis longioribus et foliorum laminis supra pilosis, a *E. caninus* (L.) L. — aristis brevioribus et lemmatis ad basin pilosis. — От близких видов отличается: от *E. subfibrosus* — более длинными остями и волосистыми сверху листовыми пластинками, от *E. caninus* — более короткими остями и волосистыми при основании (не только на каллусе) нижними цветковыми чешуями.

Типовые экземпляры этого вида имеют хорошо развитые молодые зерновки, что свидетельствует против их гибридного происхождения, хотя не исключено, что он может быть гибридогенным видом.

Elymus peschkovae Tzvel. nom. nov. — *Agropyron confusum* var. *pubiflorum* Roshev. 1924, Тр. Петерб. бот. сада, 38 : 150. — *Elymus confusus* var. *pubiflorus* (Roshev.) Tzvel. 1973, Новости сист. высш. раст. 10 : 27; Цвел. 1976, Злаки СССР: 126. — *E. pubiflorus* (Roshev.) Peschkova, 1985, Новости сист. высш. раст. 22 : 41, nov. *E. pubiflorus* (J. G. Smith) Burtt Dawy, 1902; Пробат. 2006. цит. соч.: 381.

Мы согласны с Г. А. Пешковой, принявшей давно описанную разновидность за самостоятельный вид, вероятно, более близкий к *E. sibiricus*, чем к *E. confusus* s. str., и имеющий более восточный ареал. Однако имеется более ранний омоним из Америки, вследствие чего этому виду приходится дать новое название. Его лектотип («Якутия, долина р. Тимптон между пр. Георгиевским и р. Кавыктой, 1909, N 373, Ф. Соколов») уже был выбран нами (Цвел. 1976, цит. соч.: 126). В пределах этого вида можно принять 2 разновидности: **E. peschkovae var. pilosifolius (Khokhr.) Tzvel. comb. et stat. nov.** (=*E. confusus* subsp. *pilosifolius* Khokhr. 1978, Бюлл. Главн. бот. сада РАН, 109 : 26) с волосистыми сверху листьями и **E. peschkovae var. amgunensis Tzvel. var. nov.** (A varietate typica spicis longissimis — 15—25 cm lg. et glumis longioribus — 5—7 mm lg. differt. Typus: «Oriens Extremus, systema fl. Amgunj, ad ripam sinistram fl. Amgunj infra ostium fl. Giktzinga, 19 VII 1909, N 276, I. Kuznetzov» — LE, cum isotypo) — растение 70—140 см выс. с очень длинными (15—25 см дл.) дуговидно согнутыми колосьями и более длинными (5—7 мм дл.) колосковыми чешуями. Последняя разновидность, возможно, происходит от гибридизации *E. peschkovae* × *E. gmelinii*.

Вид назван в честь выдающегося сибирского ботаника Г. А. Пешковой, впервые отделившей его от *E. confusus*.

Elymus khokhrjakovii Tzvel. sp. nov. — Planta laxe caespitosa, 60—120 cm alta. Culmi glabri et laeves. Foliorum laminae planae, 3—6 mm lt., supra plus minusve pilosae, infra scabrae. Spicae laxae, vulgo flexuosae, 7—12 cm lg. Spiculae 2—4-florae. Rachilla minute et adpresse setulosa. Glumae late lanceolatae, 5—7 mm lg., intus glabrae, secus apicem sensim angustatae in aristam ad 2.3 mm lg. Lemmata 9—11 mm lg., glabra et laevia, sed prope apicem scabriuscula, apice arista 8—12 mm lg., recta vel vix curvata. Paleae lemmatis subaequales, secus carinas fere ad basin scabrae, inter carinas glabrae et laeves. Antherae 1.2—1.5 mm lg. — Рыхлодерновинное растение 60—120 см выс. Стебли голые и гладкие. Пластинки листьев плоские, 3—6 мм шир., сверху более или менее волосистые, снизу шероховатые. Колосья рыхлые, обычно извилистые, 7—12 см дл. Колоски с 2—4 цветками. Ось колоска мельчайше и прижато щетинистая. Колосковые чешуи широколанцетные, 5—7 мм дл., с внутренней стороны голые, кверху постепенно суженные в ость до 2.3 мм дл. Нижние цветковые чешуи 9—11 мм дл., голые и гладкие, но близ верхушки немного шероховатые, на верхушке с прямой или немного согнутой остью 8—12 мм дл. Верхние цветковые чешуи почти равные нижним, вдоль килей почти до основания шероховатые, между килями голые и гладкие. Пыльники 1.2—1.5 мм дл.

Typus (тип): «Ora Ochotskensis, distr. Ola, pratum mesophilum in valle fl. Ola inter pag. Ola et Gadlja, 2 VIII 1938, N 463, V. Vassiljev» — «Охотское побережье, Ольский р-н, мезофильный луг в долине р. Олы между сел. Ола и Гадля, 2 VIII 1938, N 463, В. Васильев». — LE, cum isotypo.

Affinitas (родство). A speciebus differt: a *E. confusus* (Roshev.) Tzvel. — aristis brevioribus (8—12 mm lg.), subrectis, a *E. charkevitzii* Probat. — glumis brevioribus et aristis longioribus. — Отличается от видов: от *E. confusus* — более короткими (8—12 мм дл.) почти прямыми остями, от *E. charkeviczii* — более короткими колосковыми чешуями и более длинными остями.

Species in memoriam botanici rossici excellentis, investigatoris florae Orientis Extremi partis borealis — A. P. Khokhrjakovii denominata est. — Вид назван в память выдающегося российского ботаника, исследователя флоры северной части Дальнего Востока А. П. Хохрякова.

Пыльники этого вида не вполне хорошо развитые, и не исключено, что он является гибридом *E. confusus* × *E. charkeviczii.*

Разновидности других видов

E. lenensis (M. Popov) Tzvel. var. kuvajevii Tzvel. var. nov. — A var. lenensis foliis planis supra pilosis et culmorum nodis altiore positis differt. — От var. *lenensis* отличается плоскими, сверху волосистыми листьями и более высоко расположенными узлами стеблей. — Typus (тип): «Prov. Krasnojarsk, pars australis montium Putorana, ripa borealis lac. Agata, 220 m, 30 VII 1970, V. Kuvajev». — «Красноярский край, южная часть гор Путорана, сев. берег оз. Агата, 220 м, 30 VII 1970, В. Куваев». — LE.

E. kronokensis (Kom.) Tzvel. var. dasyphyllus (Khokhr.) Tzvel. comb. et stat. nov. — *E. kronokensis* subsp. *dasyphyllus* Khokhr. 1978, Бюл. Главн. бот. сада РАН, 63, 3 : 27. — *E. dasyphyllus* (Khokhr.) Khokhr. 1985, Фл. Магад. обл.: 67, comb. illeg.

Этот описанный из Ольского р-на Магаданской обл. таксон, согласно автору, отличается узкими и сверху коротковолосистыми листьями и густо волосистыми влагалищами нижних листьев. Однако его типа мы не видели.

E. vassiljevii Czer. var. laxe-pilosus (Jurtz.) Tzvel. comb. et stat. nov. — *Roegneria villosa* subsp. *laxe-pilosa* Jurtz. 1981. Бот. журн. 66, 7 : 1041. — *Elymus laxe-pilosus* (Jurtz.) Khokhr. 1985, Фл. Магад. обл.: 68.

Этот таксон описан с Чукотского п-ова с побережья пролива Сенявина. От типовой разновидности он отличается лишь довольно густо волосистыми сверху листьями.

E. macrourus (Turcz.) Tzvel. var. neplianus (V. Vassil.) Tzvel. comb. et stat. nov. — *Roegneria nepliana* V. Vassil. 1954, Бот. мат. (Ленинград) 16 : 56. — *Elymus macrourus* subsp. *neplianus* (V. Vassil.) Tzvel. 1973, Новости сист. высш. раст. 10 : 25.

Этот таксон, описанный с северного склона Анюйского хребта, отличается от типовой разновидности шероховатыми под колосьями стеблями.

E. macrourus (Turcz.) Tzvel. var. pilosivaginata (Jurtz.) Tzvel. comb. et stat. nov. — *Roegneria macroura* subsp. *pilosivaginata* Jurtz. 1981, Бот. журн. 66, 7 : 1042. — *Elymus pilosivaginata* (Jurtz.) Khokhr. 1985, Фл. Магад обл.: 68, comb. invalid. — *E. macrourus* subsp. *pilosivaginatus* (Jurtz.) Czer. 1995. Vascul. Pl. Russia a. Adjac. Stat.: 363.

Этот таксон описан из бассейна р. Анадырь. Он отличается от типовой разновидности волосистыми влагалищами листьев у молодых побегов и сизоватыми от воскового налета колосьями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Невский С. А. Агростологические этюды. IV. О системе трибы *Hordeeae* // Тр. Бот. ин-та. АН СССР. Сер. 1. 1933. Вып. 1. С. 9—32.

Невский С. А. Триба *Hordeeae* // Флора СССР. Л., 1934. Т. 2. С. 590—736.

Невский С. А. Перечень злаков из триб *Lolieae*, *Nardeae*, *Leptureae* и *Hordeeae* // Тр. Бот. ин-та. АН СССР. Сер. 1. 1936. Вып. 2. С. 33—90.

Пешкова Г. А. О некоторых сибирских видах рода *Elymus* L. (*Poaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 1985. Т. 22. С. 30—43.

Пешкова Г. А. Род *Elymus* // Флора Сибири. Новосибирск. 1990. Т. 2. С. 17—31.

Пробатова Н. С. Сем. *Poaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 89—382.

Пробатова Н. С. Сем. *Poaceae* // Флора советского Дальнего Востока. Дополнения и изменения. Владивосток, 2006. С. 327—391.

Хохряков А. П. Флора Магаданской области. М., 1985. 397 с.

Chen S. L., *Zhu G. G.* Gen. *Elymus* // Flora of China. Beijing, St. Louis, 2006. Vol. 22. P. 400—429.

Kitagawa M. Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz, 1979. 700 p.

SUMMARY

A brief review of the genus *Elymus* in Russia is given. 52 accepted species are arranged according to a new system of the genus. 1 new subsection, 4 new species and 4 new varieties are described; many new combinations of different ranks are made.

УДК 582.949.1 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 10

© Г. А. Лазьков

НОВЫЕ ВИДЫ *LAMIACEAE* ИЗ СРЕДНЕЙ АЗИИ

G. A. LAZKOV. NEW SPECIES OF THE *LAMIACEAE* FROM MIDDLE ASIA

Биолого-почвенный институт НАН Кыргызстана, лаборатория Флоры (FRU)
Кыргызстан, 720071 Бишкек, пр. Чуй, 265
E-mail: glazkov1963@mail.ru

Поступила 12.02.2008

Описаны новые виды из родов *Scutellaria* L. (*S. botbaevae* Lazkov) и *Phlomoides* Moench (*P. goloskokovii* Lazkov и *P. milkoi* Lazkov). Приводятся их морфологические описания и отличия от близких видов.

Ключевые слова: *Labiatae*, *Scutellaria*, *Phlomoides*, новые виды, Средняя Азия.

1. Новый вид рода *Scutellaria* L.

Среди образцов, собранных в Киргизии на южном макросклоне Сусамырского хребта и переданных мне на определение М. М. Ботбаевой, был обнаружен новый для науки вид рода *Scutellaria*, описание которого приводится ниже.

Scutellaria botbaevae Lazkov sp. nov.

Planta perennis caudice lignescenti. Caules 10—25 cm lg., ascendentes, simplices vel apice ramosi, haud dense crispato pilosi. Folia 0.8—2 cm lg., 0.6—1.3 cm lat., ovata vel late ovata, basi truncata, pinnatisecta ad 2/3 folii latitudinis, lobis 4—5 ab utrique latere e quorum inferiores horizontaliter patentes, superiores erecto patentes; supra opaco viridia tomentulo haud denso tenui tecta, nervis impressis, subtus tenuiter appresse canescenti tomentosa nervis parum prominentibus; petioli 0.6—1.5 cm lg. Inflorescentia 2—4 cm lg. Bracteae submembranaceae ad 1.5 cm lg., 6 mm lat., anguste ovatae, apice in acumen sat longum attenuatae, carina et nervis prominentibus, plerumque curvatae, naviculiformes, tomento haud denso brevi tectae, margine pilis simplicibus vestitae. Corolla 1.5—2 cm lg., lutea, labio inferiore er labii superioris apice lobisque lateralibus purpurascentibus, extus densiuscule pubescens (plate I).

Typus: Kirghisia, «jugi Sussamyrensis declivum generale australe, montis Boorteke, loco Janczukur, declivius orientalis, 28 VII 2004, Raimkulova, Botbaeva» (LE, isotypi — MW, FRU).

Affinitas. A *S. mesostegia* Juz. et *S. transiliensi* Juz. foliis profunde pinnatisectis et bracteis eglandulosis, a *S. przewalskii* Juz. bracteis longe acutatis et floribus minoribus differt.

Species in honorem cl. M. M. Botbaevae investigatoris florae Ketmenetubensis nominatur.

Многолетник с деревянистым каудексом. Стебли 10—25 см дл., восходящие, простые или в верхней части ветвящиеся, негусто коротко курчаво-волосистые. Листья 0.8—2 см дл., 0.6—1.3 см шир., яйцевидные или широко-яйцевидные, в основании усеченные, перисто разделенные до 2/3 ширины пластинки, лопасти по 4—5 с каждой стороны, нижние горизонтально, а верхние косо вверх направленные, сверху неярко зеленые от негустого тонкого войлочка, с вдавленными жилками, снизу тонко серовато-войлочные с мало выдающимися жилками; черешки 0.6—1.5 см дл. Соцветие 2—4 см. дл. Прицветники почти пленчатые, до 1.5 см дл., 6 мм шир., узко-яйцевидные, суженные на верхушке в довольно длинное остроконечие, с выделяющимся килем и боковыми жилками, обычно изогнутые, лодочкообразные, одетые негустым коротким войлочком, а по краю с длинными волосками. Венчик 1.5—2 см дл., желтый, с пурпурными нижней губой, кончиком верхней губы и ее боковыми лопастями; снаружи густовато опушенный (табл. I).

Тип: «[Киргизия] Сусамырский хребет, южный макросклон, бассейн р. Торкен, горы Боортеке, местность Жанчукур, восточный склон, 28 VII 2004, Раимкулова, Ботбаева» (LE, изотипы — MW, FRU).

Родство: От *S. mesostegia* Juz. et *S. transiliensis* Juz. отличается глубоко перисто-разделенными листьями, отсутствием железистого опушения на прицветниках. От *S. przewalskii* Juz. отличается длинно заостренными прицветными листьями, мелкими венчиками.

Вид назван в честь киргизского ботаника М. М. Ботбаевой, исследовательницы флоры Кетмень-Тюбинской котловины.

Среди видов, произрастающих в Киргизии, новый вид *Scutellaria botbaevae* может быть сближен с *S. przewalskii* Juz., который имеет сходную степень рассечения листовой пластинки. Однако *S. przewalskii* никогда не имеет столь сильно оттянутых прицветников. По данному признаку новый вид приближается к группе видов *S. mesostegia* Juz. и *S. transiliensis* Juz., но прицветники у него еще более оттянуты. В отличие *S. mesostegia* и *S. transiliensis* наш вид не имеет железистых волосков на прицветниках, а их опушение является более похожим на опушение прицветников у *S. comosa* Juz., но по краю и жилкам имеются более длинные волоски, как у *S. mesostegia*.

Ареалы всей группы этих близких видов также отличаются. Новый вид пока известен только с Сусамырского хребта, эндемиком которого он, по-видимому, является. *S. mesostegia* и *S. transiliensis* имеют более северный ареал, *S. przewalskii* распространен северо-западнее, а *S. comosa* — южнее (Абдуллаева, 1987).

2. Новые виды рода *Phlomoides* Moench

Phlomoides milkoi Lazkov sp. nov.

Herba perennis 40—60 cm alt. Radix tuberibus fusiformibus. Caules recti, teretiquadrangulares, fere ad basin vel in parte superiore ramosi, stellatis et multicellularibus (sub internodiis densius) obsiti. Folia pilis stellatis brevibus et secus nervos subappresis multicellularibus raris tecta; radicalia laminis (7)10—20 cm lg., (3)5—10 cm lt., oblongo-ovata, pinnatipartita vel pinnatisecta, lobis vel segmentibus inaequaliter crenatis vel dentatis, petiolis 7—15 cm lg.; folia caulina laminis 3—7 cm lg., 1.5—4 cm lt., oblongo-ovata vel late lanceolata, petiolis brevis vel subsessilia, pinnatisecta vel profunde dentata. Inflorescentia ramosa, verticillis 4—8 dissita. Verticilli 4—8-floris. Bracteae 0.4—0.6 cm lg., lineari-subulatae, pilis stellatis tectae. Calyx tubuloso-campanulatus, 10—12 mm lg., 5—6 mm lt., pilis stellatis tectus; dentibus basi latis, in acumen subulatum 1—1.5 mm lg. protractis. Corolla albida 18—20 mm lg., labio inferio rubro maculato, extus pilis longis multicellularibus, stellatis et glandulosis obsita; tubo 7—8 mm lg., intus anulo pilorum instructo; labio superio 10 mm lg., falcato, margine dense barbato-piloso, labio inferiore 10 mm lg., rubro-maculato, trilobato, lobo centrali rotundato-reniformi, lobis lateralibus late ovatis. Staminorum filamento pubescentia basi appendicibus fimbriatis. Pistillum stigmate bipartito partibus linaequilongis. Ovarium apice pilosum (plate II).

Typus: Kirghizia, «depressio Ketmen-Tjubensis, angustiae fl. Sargata, 1200 m s. m., 41°43′ lat. bor., 73°15′ long. or., 03 VI 2007, G. A. Lazkov, D. A. Milko» (LE, isotypi — MW, FRU).

Affinitas. От *P. michaelis* Adyl. R. Kam. et Machmedov foliis pilis stellatis imprimis tectis, tuberibus fusiformibus (non incrassatis subglobosis) differt.

Species entomologo Kirghizico D. A. Mikoi a quo planta haec primum inventa dedicatur.

Многолетнее травянистое растение 40—60 см выс. Корень с длинными веретеновидными клубнями. Стебли прямые, округло-четырехгранные, почти от основания или в верхней части ветвящиеся, опушены (под междоузлиями гуще) звездчатыми и членистыми волосками. Листья покрыты короткими звездчатыми по жилкам с редкими почти прижатыми и членистыми волосками; прикорневые с пластинкой (7)10—20 см дл., (3)5—10 см шир., продолговато-яйцевидные, перисто-разделенные или перисто-рассеченные, сегменты и лопасти по краю неравно зубчатые или городчатые: с черешком 7—15 см дл.; стеблевые с пластинкой 3—7 см дл., 1.5—4 см шир., продолговато-яйцевидные или широко-ланцетные, с коротким черешком или почти сидячие, перисто-рассеченные или глубоко зубчатые. Соцветие ветвящееся, с 4—8 расставленными мутовками цветков. Мутовки 4—8-цветковые. Прицветники 0.4—0.6 см дл., линейно-шиловидные, покрыты звездчатыми волосками. Чашечка трубчато-колокольчатая, 10—12 мм дл., 5—6 мм шир., опушенная звездчатыми волосами; зубцы с широким основанием, из которого выступает шиловидное острие 1—1.5 мм дл. Венчик белый, нижняя губа с красными пятнами, 18—20 мм дл., снаружи покрыт длинными членистыми, звездчатыми и железистыми волосками; трубка 7—8 мм дл., изнутри с кольцом волосков; верхняя губа 10 мм дл., серповидная по краю с густой бородкой волосков; нижняя губа 10 мм дл., трехлопастная с округло-почковидной средней и широко-яйцевидными боковыми долями. Нити тычинок опушенные, в основании с бахромчатыми придатками. Пестик с двураздельным, неравнолопастным рыльцем. Завязь на верхушке волосистая (табл. II).

Тип: «Кетмень-Тюбинская котловина, ущелье р. Саргата, 1200 м над ур. м., 41°43′ N, 73°15′ E, 03 VI 2007, Г. А. Лазьков, Д. А. Милько» (LE, изотипы — MW, FRU).

Родство. От *P. michaelis* Adyl., R. Kam. et Machmedov отличается листьями, опушенными преимущественно звездчатыми волосками, клубнями веретеновидными, а не с округлыми утолщениями.

Паратип (Paratypus): «там же, 05 V 2007, Д. А. Милько» (LE).

Вид назван в честь моего спутника по экспедициям, киргизского энтомолога Дмитрия Анатольевича Милько, который первым обнаружил это растение.

Впервые этот вид был обнаружен в 2006 г. в сухом состоянии. Однако и на сухих экземплярах было видно, что опушен он значительно менее, чем уже известные близкие виды, такие как *P. michaelis* Adyl., R. Kam. et Machmedov и *P. kirghizorum* Adyl., R. Kam. et Machmedov. Сами звездчатые волоски были короче и реже. Особенно бросалось в глаза отсутствие длинных оттопыренных членистых волосков по жилкам на листовой пластинке. В 2007 г. были собраны цветущие образцы, на которых вышеупомянутые признаки сохранялись. Количество длинных членистых волосков на жилках этих растений мало, а те что имеются, прижаты, а не оттопырены. Кроме того, при копке растений для гербария оказалось, что округлые клубневые утолщения, характерные для *P. michaelis* и *P. kirghizorum*, отсутствуют. Вместо них развиты веретеновидные клубни без заметных утолщений. Последний вид имеет чашечку, опушенную только длинными членистыми волосками, без примеси звездчатых. Между известными видами данного родства существует некоторая дизъюнкция в распространении. Новый вид произрастает в предгорьях, окружающих Кетмень-Тюбинскую котловину. *P. michaelis* растет в предгорьях Алайского хребта, а *P. kirghizorum* известен из одной точки с противоположной стороны Ферганской долины, на отрогах Чаткальского хребта.

Phlomoides goloskokovii Lazkov sp. nov.

Herba perennis 70—100 cm alt. Radix crassum, tuberibus longis ad extremitates incrassatis; collum gemmis sericeo-lanatis obsitum. Caules recti, tereti-quadrangulares, simplices, pilis milticellularibus et glandulosis (sub internodiis densius) obsita, virides vel vix violascentes. Folia ultrinque (subtus densius) pilis milticellularibus et glandulosis obsita; radicalia laminis 5—12 cm lg., 3—8 cm lt., ovata, basi cordata vel rotundata, margine rotundato-crenata vel dentata, petiolis 5—15 cm lg. Inflorescentia plerumque simplex, verticillis 7—9 sat compactis 8—12-floris. Bracteae 9—13 mm lg., 1.5—3 mm lt., lanceolatae, apice acutae, pilis stellatis radio medio elongato et glandulosis vestitae. Calyx tubuloso-campanulatus 20—23 mm lg., 7—8 mm lt., pilis stellatis radio medio elongato et glandulosis vestitus; dentibus basi latis in acumen subulatum 2—3 mm lg. protractis. Corolla flava, 35—40 mm lg., extus pilis longis et stellatis obsita; tubo 20—25 mm lg., basi anulo pilorum instructo; labio superiore cremeo 15 mm lg., margine dense barbato-piloso; labio inferiore 15—16 mm lg., trilobato, lobo centrali reniformi lobis lateralibus late ovatis. Stamina filamentis superne pilis eglandulosis longis tectis basi appendicibus brevifimbriatis. Pistillum stigmate bipartito partibus inaequilongis. Ovarium apice pilosum (plate III).

Typus: «Kazachstania, rami auctro-occidentales jugi Alatau Transiliensis, in fluxu medio fl. Karakunuz (systema fl. Czu), in declivibus australibus lapidosis siccis, 12 VI 1963, V. Goloskokov» (LE).

Affinitas. A *P. fetissowii* (Regel) Adyl., R. Kam. et Machmedov inflorescentia compacta (non laxa), bracteis lanceolatis (non subulatis), calyce bracteibusque pilis stellatis differt.

Species in memorem florae Asiae Mediae investigatoris cl. V. P. Goloskovii nominatur.

Многолетнее травянистое растение 70—100 см выс. Корень толстый, с отходящими длинными, на концах утолщенными клубнями и корневой шейкой, с шелковисто шерстистыми почками. Стебли прямые, округло-четырехгранные, неветвистые, опушены (под междоузлиями гуще) длинными членистыми простыми и железистыми волосками, зеленые или слегка фиолетовые. Листья с обеих сторон, снизу гуще опушены простыми и железистыми волосками, прикорневые с пластинкой 5—12 см дл., 3—8 см шир., яйцевидные, в основании сердцевидные или округлые, по краю округло городчатые или зубчатые, на черешках 5—15 см дл. Соцветие обычно простое, с 7—9 довольно сближенными мутовками цветков. Мутовки 8—12-цветковые. Прицветники 9—13 мм дл., 1.5—3 мм дл., ланцетные, на верхушке острые, покрыты звездчатыми волосками с удлиненным средним лучем и железистыми волосками. Чашечка трубчатая, 20—23 мм дл., 7—8 мм шир., опушена звездчатыми волосками с удлиненным средним лучем и железистыми волосками; зубцы с широким основанием, из которого выступает шиловидное острие 2—3 мм дл. Венчик желтый с кремовой верхней губой, 35—40 мм дл., снаружи покрыт длинными простыми и звездчатыми волосками; трубка 20—25 мм дл., изнутри с кольцом волосков; верхняя губа 15 мм дл., с густой бородкой волосков; нижняя губа 15—16 мм дл., трехлопастная с почковидной средней и широко-яйцевидными боковыми долями. Нити тычинок опушенные в верхней части длинными простыми волосками, в основании с коротко-бахромчатыми придатками. Пестик с двураздельным, неравнолопастным рыльцем. Завязь на верхушке опушенная (табл. III).

Тип: «Казахская ССР, юго-западные отроги Заилийского Алатау, среднее течение р. Каракунуз (бассейн р. Чу), по сухим южным каменистым склонам, 12 VI 1963, В. Голоскоков» (LE).

Родство. От *P. fetissowii* (Regel) Adyl., R. Kam. et Machmedov отличается компактным соцветием, прицветниками ланцетными, а не шиловидными, опушением чашечки и прицветников звездчатыми волосками, с удлиненным средним лучем, а не простыми, членистыми.

Вид назван в память об исследователе флоры Средней Азии В. П. Голоскокове.

Паратипы (Paratypi (LE)): «Верн. у., Дегерес, щебнистый склон, № 36, 22 VI 1919, без коллектора; Заилийский Алатау, долина р. Узун-су (на с.-з. от Курдая), № 1102, 29 VI 1926, В. С. Титов, Д. Ф. Иоффе; Юго-зап. оконечность Заилийского Алатау, среднее течение р. Каракунуз (бассейн р. Чу), по сухим южным каменистым склонам, 11 VI 1963, В. Голоскоков; Чу-Илийские горы, в верхнем течении р. Каракунуз, вдоль берега, 17 VI 1972, В. В. Чермис».

Изóтипы этого вида были изданы в качестве эксикат «Списка растений Гербария флоры СССР», под названием *Eremostachys fetissowii* Regel (Голоскоков, 1966).

Эти, несомненно, близкие виды имеют различное распространение. Ареал *Phlomoides fetissowii* простирается от Таласского хребта и Внутреннего Тянь-Шаня до бассейна р. Кичи-Кемин (Заилийский хребет), в пределах Киргизии. Наш новый вид *P. goloskokovii* известен из нескольких местонахождений в Чу-Илийских горах, пока только с территории Казахстана. Необходимо отметить, что Чу-Илийские горы богаты эндемиками и оттуда уже известны два эндемичных представителя рода *Phlomoides* из другого родства — *P. czuiliensis* (Golosk.) Adyl., R. Kam. et Machmedov и *P. septentrionalis* (M. Pop.) Adyl., R. Kam. et Machmedov.

Благодарности

Автор выражает признательность А. Н. Сенникову за латинский перевод описаний видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдуллаева М. Н. Род *Scutellaria* L. — Шлемник // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1987. Т. 9. С. 13—37.

Голоскоков В. П. *Eremostachys fetissovii* Rgl // Список растений Гербария флоры СССР. М.; Л., 1966. Т. 16. С. 43—44.

SUMMARY

New species *Scutellaria botbaevae* Lazkov, *Phlomoides goloskokovii* Lazkov and *P. milkoi* Lazkov from Middle Asia are described. Their morphological descriptions and distinctions from related species are given.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.532 (265.53)

© **О. А. Мочалова**

О НАХОДКЕ *POTAMOGETON STRICTIFOLIUS* И *POTAMOGETON* × *SPARGANIIFOLIUS* (*POTAMOGETONACEAE*) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АЗИИ

O. A. MOCHALOVA. ON THE FINDING OF *POTAMOGETON STRICTIFOLIUS* AND *POTAMOGETON* × *SPARGANIIFOLIUS* (*POTAMOGETONACEAE*) IN THE NORTH-EASTERN ASIA

Институт биологических проблем Севера, Дальневосточное отделение РАН
685000 Магадан, ул. Портовая, 18
E-mail: mochalova@ibpn.ru

Поступила 02.05.2007
Окончательный вариант получен 13.03.2008

Приводятся сведения о распространении в Магаданской обл. нового для российского Дальнего Востока гибридного рдеста *Potamogeton* × *sparganiifolius* Laest. ex Fries. Сообщается о новом для России виде *Potamogeton strictifolius* A. Benn., сборы которого были сделаны в 1983 г. А. П. Хохряковым в Республике Саха (Якутия).

Ключевые слова: флористические находки, *Potamogeton*, северо-восток Азии.

Рдесты — наиболее богатая группа водных растений на крайнем северо-востоке Азии. В результате критической обработки гербарных фондов и полевых исследований для территории Магаданской обл. было приведено 17 видов рдестов (Мочалова, 2001). Однако после обработки коллекции рдестов в гербарии Института биологических проблем Севера ДВО РАН (ИБПС) осталось 2 листа с неопределенным видом из восточной части Саха (Якутия).

Один из сборов с этикеткой «*Potamogeton* sp. Якутия, Томпонский р-н, в 10 км ниже Хандыги по р. Алдану. 20.08.1983. А. П. Хохряков» в настоящее время определен В. Г. Папченковым (Институт биологии внутренних вод РАН (ИБВВ)) как *Potamogeton strictifolius* A. Benn. Имеется 2 листа данного сбора, один из которых находится в гербарии ИБПС (MAG), другой передан в гербарий ИБВВ (IBIW). *P. strictifolius* — новый для флоры России североамериканский вид. В Москве в гербариях ГБС (МНА) и МГУ (MW) имеются несколько гербарных образцов этого вида из США и Канады.

На основании литературных сведений (Gleason, 1963; Wiegleb, Kaplan, 1998; Hellquist, Pike, 2003; Flora North America, www.fna.org/FNA) приведем описание этого вида.

Potamogeton strictifolius A. Benn. 1902, J. Bot. 40 : 148. (*P. rutilus* auct. non Wolfg.) — рдест прямолистный (subgen. *Eupotamogeton* sect. *Axillares* subsect. *Pusilli* ser. *Pusilli connati* subser. *panormitani*) был описан A. Bennett в 1902 г. по сборам из Wolf Lake, Indiana, USA (Fernald, 1932).

Стебель цилиндрический, 0.4—0.8 мм в диам., простой или ветвящийся, до 1 м дл. Листья только подводные, плотные, линейные, сидячие, 1.2—6.3 см × 0.6—

2 мм, с 3—5 (7) слабо заметными жилками без просвечивающих лакун. Листья приостренные, нередко резко переходящие в остроконечие, на верхушке могут быть спирально закрученными. Прилистники свободные, волокнистые, светлые, долго сохраняющиеся, 6—16 мм дл., на верхушке обычно тупые, расщепленные. В основании листьев имеются 2 железки, 0.3 мм в диам., светлые, зеленоватые или бурые, изредка железки могут быть развиты слабо. Соцветия 6—13 мм дл., цилиндрические, из 3—4 мутовок на расстоянии 1.5—4.2 мм друг от друга. Цветоносы нитевидные, 10—45 мм дл., немного утолщенные на верхушке. Плоды зеленые, бурые, овальные, яйцевидные, 1.9—2.1 × 1.3—1.8 мм; с небольшим (0.5—0.8 мм дл.) носиком. Часто образует неплотные верхушечные или боковые турионы, 2.5—4.8 см дл., состоящие из не полностью дифференцированных листьев; только 3—4 внешних листа направлены в стороны и не сморщены.

Цветет в июле-августе. В Северной Америке произрастает на мелководьях (максимальная глубина до 3 м), в озерах и медленно текущих реках, в широком диапазоне экологических условий, был отмечен даже в щелочных водах. Распространен в Северной Америке: встречается изредка в центральной и северной части США и в Канаде. В ряде штатов США является охраняемым видом.

По мнению C. Hellquist, A. Pike (2003), *Potamogeton strictifolius* при определении может смешиваться с *P. friesii* Rupr. и *P. pusillus* L., от которых он отличается наличием турионов. Кроме этого, у *P. friesii* листья с 5 (7—9) продольными жилками, а у *P. strictifolius* — листья с 3 жилками. *P. pusillus* имеет тонкие, прозрачные, долго сохраняющиеся зеленые прилистники, а *P. strictifolius* — волокнистые светлые, беловатые прилистники. В Европе и в Западной Сибири распространен близкий к *P. strictifolius* вид — *P. rutilus* Wolfg., произрастающий в стоячей и медленно текущей воде, в чистых мезо- или олиготрофных водоемах с песчаными и песчано-илистыми грунтами. Различия между *P. rutilus* и *P. strictifolius* в основном количественные. У *P. rutilus* стебли сплюснутые, листья 0.5—1.1 мм шир., соцветия 3—10 мм дл., со сближенными мутовками. У *P. strictifolius* стебли цилиндрические, листья 0.6—2.0 мм шир., соцветия 6—13 мм дл. с расставленными мутовками (Wiegleb, Kaplan, 1998).

Данные по экологии и распространению на северо-востоке Азии *P. strictifolius* отсутствуют. Единственное местонахождение на р. Алдане на востоке Республики Саха (Якутия), где, судя по гербарным сборам, рдест прямолистный растет вместе с *P. pectinatus* L.

При изучения флоры водоемов в южной части Магаданской обл. был найден еще один новый для Дальнего Востока и Восточной Сибири гибридный рдест — *Potamogeton* × *sparganiifolius* Laest. ex Fries.

P. × *sparganiifolius* Laest. ex Fries, 1832, Novit. Fl. Suec. Mant. 1: 9. («sparganifolius») — рдест ежеголовниколистный. Гибрид между *P. gramineus* L. и *P. natans* L. Широко распространенный в Европе и в европейской части России нотовид, хорошо отличающийся от родительских форм.

Плавающие листья похожи на таковые *P. gramineus* — они с очень длинными черешками, от узкоэллиптических и продолговато-эллиптических до овальных, кожистые, 3.8—11.5 × 0.9—3.4 см. Основание пластинок суженное, закругленное или, реже, слабосердцевидное. Погруженные листья линейные или узколанцетные, длинные (6—52 см), с черешком до 6 см, в отличие от сидячих листьев у *P. gramineus* и черешкообразных — у *P. natans*. Прилистники долго сохраняющиеся, до 9 см дл., открытые, охватывающие стебель по всей своей длине либо отходящие от него под острым углом, в живом состоянии зеленоватые, полупрозрачные или прозрачные, в сухом — непрозрачные, зеленые, бурые или желтовато-коричневые.

На верхушке тупые или широко-закругленные. Соцветия 2.5—4.4 × 0.3—0.6 см. Цветоносы 3—12 см дл., такой же толщины, как и стебель, или слегка утолщаются вверху. Цветки многочисленные. Плоды не развиваются (Бобров, Чемерис, 2006; Папченков, 2007). Наиболее характерен для рек, на которых может образовывать заросли, тянущиеся по несколько сот метров. В России произрастает в европейской части (Северо-Запад и средняя полоса), восточнее Урала был известен только из бассейна р. Оби — Ханты-Мансийский АО (Кашина, 1988).

P. × *sparganiifolius* встречается на юге Магаданской обл., в северной Охотии. Он произрастает в нижнем течении р. Малкачан (59°52′ с. ш., 154°05′ в. д.), в среднем течении р. Халанчиги (бассейн р. Ямы) и в приустьевой части ее притока — р. Обильной (59°50′ с. ш., 153°50′ в. д.). Также он собран в низовьях р. Кава (59°55′ с. ш., 148°00′ в. д.), где очень редок. В местах произрастания может образовывать заросли протяженностью до 50 м (р. Обильная). Произрастает по равнинным медленно текущим рекам с торфянисто-галечным и торфянисто-песчаным дном. В Охотии у этого вида нет листьев, переходных от погруженных к плавающим. Плавающие листья есть всегда, острые, продолговато-эллиптические, погруженные — линейные, длинные. В середине сентября были собраны экземпляры с соцветиями из недоразвитых цветков.

Возможно, к *P.* × *sparganiifolius* следует относить указанный А. П. Хохряковым (1987) для р. Кава *P. diginus*: «*P. diginus* Wall. ex Hook. fil. (или очень похожий) — с длинными черешками плавающих и погруженных листьев, отличающийся от обычного *P. tenuifolius* овально-ромбическими, резко переходящими в черешок пластинками». Однако в гербариях ИБПС, МГУ и ГБС сборы этого вида отсутствовали, и *P. diginus* из флоры области был исключен (Мочалова, 2001).

Отметим, что в районе всех местонахождений *P.* × *sparganiifolius* произрастают оба родительских вида. *P. natans* спорадически распространен преимущественно в небольших термокарстовых озерах среди осоково-пушицевых кочкарников и заболоченных лиственничников на равнинных участках, а на р. Кава — и по ее старицам. *P. gramineus* растет по затонам, старицам и единично по руслу медленно текущих тундровых рек, обширных зарослей не образует.

Флористические исследования в Магаданской обл. в последние годы позволили дополнить данные о распространении и других редких в регионе рдестов (Мочалова, 2001). *Potamogeton praelongus* Wulf., известный ранее из 2 местонахождений в области, изредка произрастает по крупным озерам на Охотско-Колымском водоразделе (оз. Новое, бассейн верховий р. Буюнды; окр оз. Черного, бассейн верховий р. Бахапчи — Колымский макросклон; Эликчанские озера в верховьях р. Яма — бассейн Охотского моря). *P. compressus* L. — прежде известный по единственному сбору с р. Колымы, найден еще в 2 озерах в долине р. Колымы в 140 км ниже пос. Сеймчан и в устье р. Коркодон (Колыма), а также в маленьком озерке по р. Чукча, притоке р. Кава, рядом с границей Хабаровского края (Охотия). На р. Кава, в ее среднем и нижнем течении, в настоящее время повторены сборы *P. maackianus* A. Benn., приводившегося для области по старым сборам с этой реки, хранящимся в БИН: Ольский р-н; р. Кава выше с. Кунтук; долина; окт.1838; Ф. Соколов.

Благодарности

Выражаю благодарность В. Г. Папченкову и А. А. Боброву (ИБВВ РАН) за помощь и консультации при определении гербария.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров А. А., Чемерис Е. В. Заметки о речных рдестах (*Potamogeton* L., Potamogetonaceae) Верхнего Поволжья // Новости систематики высших растений. Т. 38. М., 2006. С. 23—65.

Кашина Л. И. Сем. Рдестовые — Potamogetonaceae Dumort. // Флора Сибири. *Lycopodiaceae—Hydrocharitaceae*. Новосибирск, 1988. С. 93—105.

Мочалова О. А. Род *Potamogeton* L. (*Potamogetonaceae*) в Магаданской области // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 74—80.

Папченков В. Г. Гибриды и малоизвестные виды водных растений. Ярославль, 2007. 71 с.

Хохряков А. П. Флористические особенности долины р. Кава (северная Охотия) // Экология, распространение и жизненные формы растений Магаданской области. Владивосток, 1987. С. 38—44.

Fernald M. L. The linear-leaved North American species of *Potamogeton* section Axillares // Memoirs of the American Academy of Arts. 1932. Vol. 17. P. 1—183.

Gleason H. A. Illustrated flora of the Northeastern Unites States and adjacent Canada. Vol. 1. New York, 1963. 233 p.

Hellquist C. B., Pike A. R. Potamogeton strictifolius A. Bennett Straight-leaved pondweed: Conservation and Research Plan for New England Framingham, Massachusetts 2003 // Электронный ресурс. Режим доступа: www.newfs.org

Potamogetonaceae // Flora of the North America. Vol. 22. Электронный ресурс. Режим доступа: www.fna.org/FNA

Wiegleb G., Kaplan Z. An account of the species of *Potamogeton* L. (*Potamogetonaceae*) // Geobotanoca, 1998. Vol. 33. P. 241—316.

SUMMARY

Potamogeton strictifolius A. Benn. was collected by A. P. Khokhrajakov in 1983 in the eastern Yakutia. It is a North American species, new to the flora of Russia. *Potamogeton* × *sparganiifolius* Laest. ex Fr. from Okhotia is a new record for the flora of Magadan Region.

УДК 581.9 (470.322) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 10

© Н. Ю. Хлызова

О НАХОДКЕ *CALDESIA PARNASSIFOLIA* (*ALISMATACEAE*) В ЛИПЕЦКОЙ ОБЛАСТИ

N. Yu. KHLYZOVA. ON THE RECORD OF *CALDESIA PARNASSIFOLIA* (*ALISMATACEAE*) IN LIPETSK REGION

Липецкий государственный педагогический университет,
естественно-географический факультет, кафедра ботаники
398020 Липецк, ул. Ленина, 42
Факс (474) 2-328-33
E-mail: khlyzova.59@mail.ru

Поступила 27.11.2007

Впервые для Липецкой обл. указывается редчайший на территории России и сопредельных государств вид *Caldesia parnassifolia*, приводится характеристика его местообитаний.

Ключевые слова: редкий вид, *Caldesia parnassifolia*, Липецкая обл., Россия, Восточная Европа.

В 2007 г. при изучении водно-болотной флоры Липецкой обл. нами впервые на этой территории был обнаружен вид *Caldesia parnassifolia* (L.) Parl.: Грязинский р-н, северо-восточная окраина с. Фащёвка, кордон Чистоозерский, оз. Чистое, в воде (глубина до 1.5 м), 25 VIII 2007, Н. Ю. Хлызова, А. В. Ткаченко, опр. Н. Ю. Хлызова (MW, IBIW, LE) — EU_2.

Кальдезия белозоролистная — очень редкий вид водно-болотной флоры Восточной Европы, известный на территории России, Литвы, Белоруссии, Украины.

В азиатской части России встречается в равнинной части Алтайского и на юге Хабаровского краев, на Дальнем Востоке (Цвелёв, 1979; Красноборов, Цвелёв, 1988). В европейской части России известен только по старым находкам начала и первой половины XX в. в Центральном Черноземье: Белгородская обл. — Грайворонский и Борисовский районы (Камышев, 1978; Красноборов, Цвелёв, 1988; Щербаков, 2006); Воронежская обл. — Новохопёрский, Поворинский, Бобровский районы (Раменский, 1915; Попов, 1916; Келлер, 1921; Камышев, 1978; Цвелёв, 1988; Щербаков, 2006). Современные находки в Белгородской и Воронежской областях, несмотря на специальные исследования, отсутствуют (Хлызова, 2008).

Находка *C. parnassifolia* в Липецкой обл. позволяет отодвинуть северную границу ареала этого вида, которая ранее проводилась по широте г. Новохопёрска (Цвелёв, 1988), не менее чем на 200 км.

Анализ литературных сведений (Раменский, 1915; Попов, 1916; Келлер, 1921; Красноборов, Цвелёв, 1988) и гербарных образцов (VOR) свидетельствует о том, что обнаруженное местонахождение *C. parnassifolia* является типичным для Центрально-Черноземной области. Оз. Чистое входит в состав истокового комплекса незначительного по протяженности правобережного притока без названия р. Двуречки (бассейн р. Воронежа) и представляет собой выработанный торфяной карьер на месте существовавшего здесь крупного по площади переходного болота. Водоем зарастает путем нарастания сфагновой сплавины с берегов, а в его центральной глубоководной части (не менее 3.0 м) располагается обширное зеркало воды. Погруженная форма *C. parnassifolia* отмечена у края сплавины только в одном месте, где она представлена немногочисленными экземплярами (12 розеток) и произрастает в изреженных зарослях *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steund. на глубине 1.0—1.5 м. Все обнаруженные особи *C. parnassifolia* имели только плавающие листья 1—3 см дл. и формирующиеся столоны с зимующими почками; у некоторых экземпляров отмечены нижние части цветоносов. Данные Т. И. Попова (1916) и просмотренные нами гербарные образцы вида из Воронежской обл. (VOR) свидетельствуют о том, что в южной части ареала в европейской части России для кальдезии характерна наземная форма с более крупными листьями (5—7 см).

Анализ особенностей гидрологического режима водоемов (Хлызова и др., 2007) в годы, когда *C. parnassifolia* фиксировалась исследователями в областях Центрального Черноземья, свидетельствует о том, что все ее находки приходятся на периоды с максимальным и умеренным обводнением местообитаний.

Одной из причин исчезновения *C. parnassifolia* в европейской части России является интродукция ондатры, поедающей подземные части растения (Красноборов, Цвелёв, 1988). Возможно, отсутствие специальных работ по расселению этого зверька и его более низкая численность в Липецкой обл. в настоящее время по сравнению с соседними Воронежской и Белгородской областями (Афанасьев, Хлызова, 2002) способствуют сохранению *C. parnassifolia* в рассматриваемом регионе.

Благодарности

Благодарим А. В. Ткаченко за помощь в организации и проведении экспедиционных исследований.

Флористические исследования финансировались Администрацией Липецкой области в рамках программы по мониторингу редких и охраняемых растений на территории Липецкой области.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афанасов В. С., Хлызова Н. Ю. Региональные особенности и экологические последствия интродукции ондатры в Центральном Черноземье // Матер. Всерос. науч.-практич. конф., посвященной 175-летию со дня рождения П. П. Семёнова-Тян-Шанского 16—18 мая. Т. II. Зоология. Ботаника. Экология. Липецк, 2002. С. 13—15.

Еленевский А. Г., Радыгина В. И., Чаадаева Н. Н. Растения Белгородской области (конспект флоры). М., 2004. 102 с.

Камышев Н. С. Флора Центрального Черноземья и ее анализ. Воронеж, 1978. 116 с.

Келлер Б. А. Растительность Воронежской губернии. Воронеж, 1921. 122 с.

Красноборов И. М., Цвелёв Н. Н. Caldesia parnassifolia (L.) Parl. // Красная книга РСФСР. М., 1988. С. 27—28.

Попов Т. И. Заметки о некоторых редких растениях Воронежской губернии. 1 // Вестн. рус. флоры. Юрьев, 1916. Т. 2. Вып. 3. С. 148—153.

Раменский Л. Г. О геоботаническом исследовании лугов, болот и водоемов Воронежской губернии 1911—1914 г. // Матер. по опытному делу Воронежской губернии. Воронеж, 1915. С. 48—72. (Тр. губернск. комиссии по опытному делу).

Хлызова Н. Ю. Материалы к изучению террасных водоемов Усманского и Хреновского боров (II): флористические особенности // Тр. Воронежского государственного заповедника. Вып. XXIV. Воронеж, 2007. С. 289—300.

Хлызова Н. Ю. Новые сведения о распространении редких видов водных растений в Центральном Черноземье // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 1. С. 153—156.

Хлызова Н. Ю., Прокин А. А., Стародубцева Е. А. и др. Материалы к изучению террасных водоемов Усманского и Хреновского боров (I): распространение, происхождение, антропогенная трансформация, типология, цикличность гидрологического режима // Тр. Воронежского государственного заповедника. Вып. XXIV. Воронеж, 2007. *Scutellaria* 234—289.

Цвелёв Н. Н. Сем. *Alismataceae* Vent. — Частуховые // Флора европейской части СССР. Т. 4. 1979. С. 156—167.

Цвелёв Н. Н. Флора Хопёрского государственного заповедника. Л., 1988. 191 с.

Щербаков А. В. Сем. *Alismataceae* Vent. // П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М., 2006. С. 60—61.

SUMMARY

Caldesia parnassifolia, a species very rare in Russia and adjacent countries, is for the first time recorded in Lipetsk Region. Data on its habitats are reported.

УДК 581.9 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 10

© М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков, Г. В. Дегтярева

FERULA XYLORHACHIS (*UMBELLIFERAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ СРЕДНЕЙ АЗИИ

M. G. PIMENOV, E. V. KLJUYKOV, G. V. DEGTJAREVA.
FERULA XYLORHACHIS (*UMBELLIFERAE*), A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF MIDDLE ASIA

Ботанический сад Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Воробьевы горы
E-mail: mgpimenov@mail.ru

Поступила 12.03.2008

По сборам В. П. Бочанцева для флоры Туркмении и всей Средней Азии впервые приводится вид *Ferula xylorhachis*, который ранее был известен только в Иране. При определении родовой принадлежности вида, собранного в вегетативном состоянии (без плодов и цветков), использован молекулярный метод, при определении вида — сравнение с типовым материалом.

Ключевые слова: флористические находки, *Ferula*, Средняя Азия.

Весной 1977 г. известный русский ботаник В. П. Бочанцев собрал в горах Гязгядык в западной части Бадхыза (Туркмения) своеобразный вид из семейства зонтичных (№ 35: рис. 1). Поскольку сборы были сделаны в ранневесенний период (4 мая), растения не имели не только плодов, но и развитых цветоносных стеблей, будучи представленными только розетками прикорневых листьев текущего года и

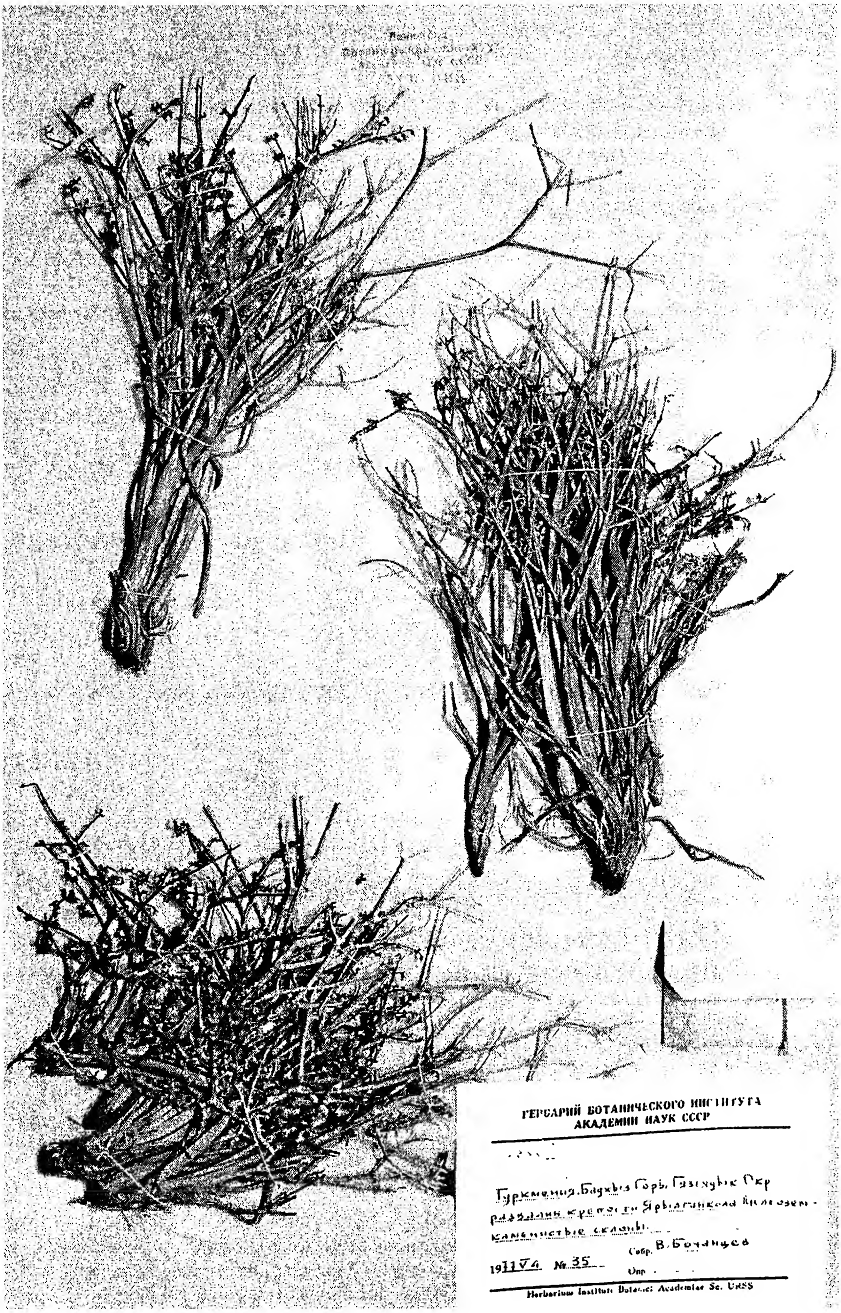

ГЕРБАРИЙ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
АКАДЕМИИ НАУК СССР
Туркмения. Бадхыз. Горы Гязгядык
каменистые склоны
Собр. В. Бочанцев
1977 V 4 № 35
Опр.
Herbarium Instituti Botanici Academiae Sc. URSS

Рис. 1. Гербарный экземпляр № 35, собранный В. П. Бочанцевым в 1977 г.

сохранившимися остатками генеративных побегов прошлого года (или прошлых лет) почти без соцветий. Определить не только видовую, но и родовую принадлежность этой интересной коллекции не представлялось возможным. По имеющимся руководствам (Пименов, 1983; Никитин, Гельдиханов, 1988; Гельдиханов, 1992) никаких определенных таксономических выводов сделать было нельзя, так как данное растение, несомненно, отличалось от всех включенных в эти справочники видов. Сборы В. П. Бочанцева, хранящиеся в Гербарии Ботанического института РАН (LE), оставались неопределенными более 30 лет.

При отсутствии плодов, хотя бы и незрелых, о родовой принадлежности собранных в Гязгядыке растений оставалось только догадываться. Отбросив маловероятное предположение о новом роде, мы остановились на 3 гипотезах: *Seseli*, *Ferula* и *Calyptrosciadium*.

Предположение о принадлежности вида к *Seseli* было сделано самим коллектором, видимо, с учетом ксерофильного облика растения и его экологии (растет на каменисто-щебнистых склонах). В Туркмении, если не считать Кугитанга, известен только один вид рода из секции *Lomatopodium*, который был описан как *Seseli jomuticum* Schischk. (М. Балхан) и синонимизирован А. М. Гельдихановым (1992) с восточно-кавказским *S. cuneifolium* M. Bieb., а нами рассматривается как идентичный *S. staurophyllum* Rech.f. (*Lomatopodium staurophyllum* (Rech.f) Rech. f.) из Ирана (провинция Хорасан). Он резко отличается от изучаемого образца № 35.

Предположение о принадлежности вида к *Ferula* можно было сделать не только на основании ксерофильного облика, но также и потому, что это самый многовидовой и полиморфный род зонтичных как в Средней Азии, так и в прилежащих странах.

Работая несколько лет назад в Хорасане, мы собрали там (недалеко от пределов Туркмении) своеобразный вид из малоизвестного рода *Calyptrosciadium* Rech. f., Kuber, *C. bungei* (Boiss.) Pimenov (Pimenov, Kljuykov, 2004). У нас тут же возникло новое предположение о растении В. П. Бочанцева: не относится ли оно к *Calyptrosciadium*. При этом мы учитывали сходство обоих видов по некоторым признакам, а именно отсутствию опушения и своеобразным, соломенного цвета влагалищам листьев. Это предположение, как и предыдущие, при отсутствии плодов и сходстве листьев зонтичных из различных родов проверить было невозможно.

В этой ситуации мы решили обратиться к очень популярной в последнее время идее ДНК-штрихкодирования (Hebert et al., 2003; Kress et al., 2005), когда для определения видов животных и растений пробуют использовать отдельные участки ДНК. Наиболее увлеченные пропоненты метода пишут, что это возможно (? в перспективе) чуть ли не в полевых условиях. Для изучения филогенетических взаимоотношений таксонов низкого уровня, в том числе и среди зонтичных, уже давно с успехом используется участок ITS ядерной рибосомной ДНК (Baldwin, 1992; Valiejo-Roman et al., 1998). Согласно международной базе данных NCBI, к настоящему времени для *Umbelliferae* подсем. *Apioideae* известно около 1680 последовательностей ITS яд-рДНК, выделенных из представителей более чем 220 родов, в числе которых есть и *Seseli*, и *Ferula*, и *Calyptrosciadium*. Можно было надеяться, что если не на уровне вида, то уж на уровне рода эти последовательности достаточно специфичны. Могло оказаться, конечно, что выделенный из растения № 35 фрагмент ДНК не сходен ни с одной последовательностью из видов 3 упомянутых родов, и тогда поиски надо было бы продолжить на более широкой таксономической выборке.

Выделение ДНК, амплификация и секвенирование участка ITS проводилось согласно методике, описанной в работах Valiejo-Roman et al. (2002, 2006). Для по-

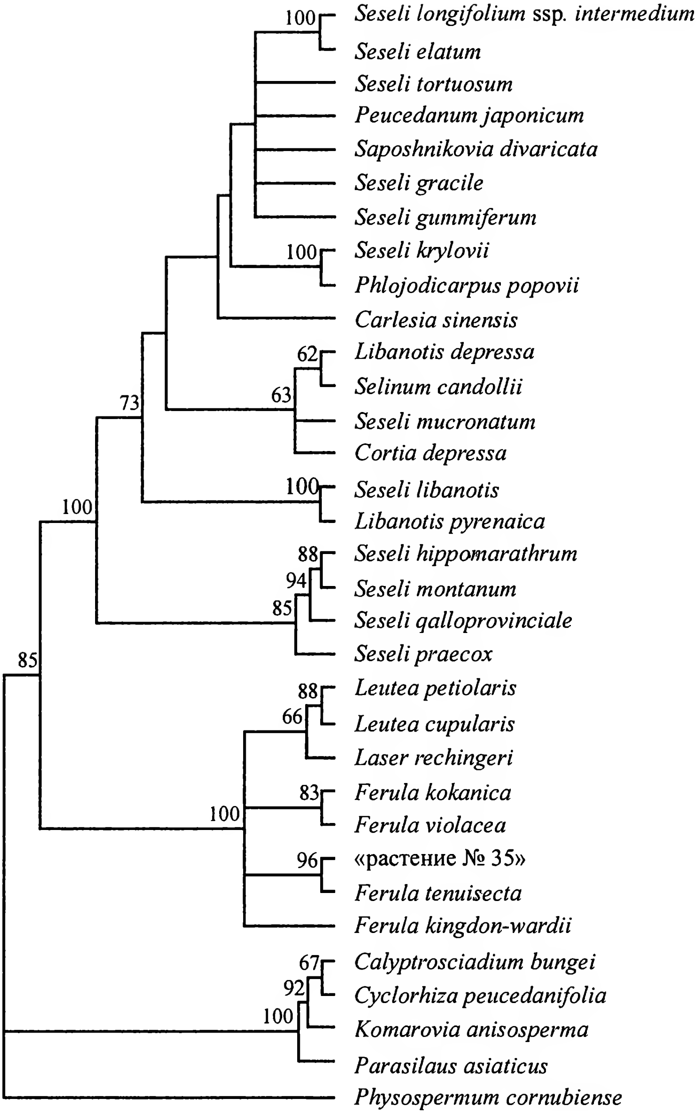


Рис. 2. Строгое консенсусное дерево из 48 найденных наиболее экономных деревьев по результатам анализа 33 последовательностей участков ITS1 и ITS2 ядерной рибосомной ДНК.

Цифрами показаны индексы бутстреп-поддержки.

строения филогенетического дерева использовали метод максимальной экономии (maximum parsimony), используя параметры, рассмотренные Valiejo-Roman с соавт. (2006).

Выборку таксонов для молекулярного филогенетического анализа (см. Приложение) осуществляли, опираясь на предыдущие работы (Valiejo-Roman et al., 1998; Downie et al., 2000; Spalik et al., 2004; Valiejo-Roman et al., 2006), в которых были получены некоторые сведения о родственных взаимоотношениях между интересующими нас родами. Так, было установлено, что виды родов *Seseli*, *Ferula* и *Calyptrosciadium*, объединяясь с некоторыми другими зонтичными, формируют независимые и четко обособленные группы. Известные на данный момент последовательности ITS для этих таксонов и некоторых других, выявляемых в качестве близкородственных, были включены в анализ молекулярных данных.

Результаты молекулярного анализа, представленные в виде дерева (рис. 2), однозначно свидетельствуют в пользу *Ferula*-гипотезы. Растение № 35 значительно

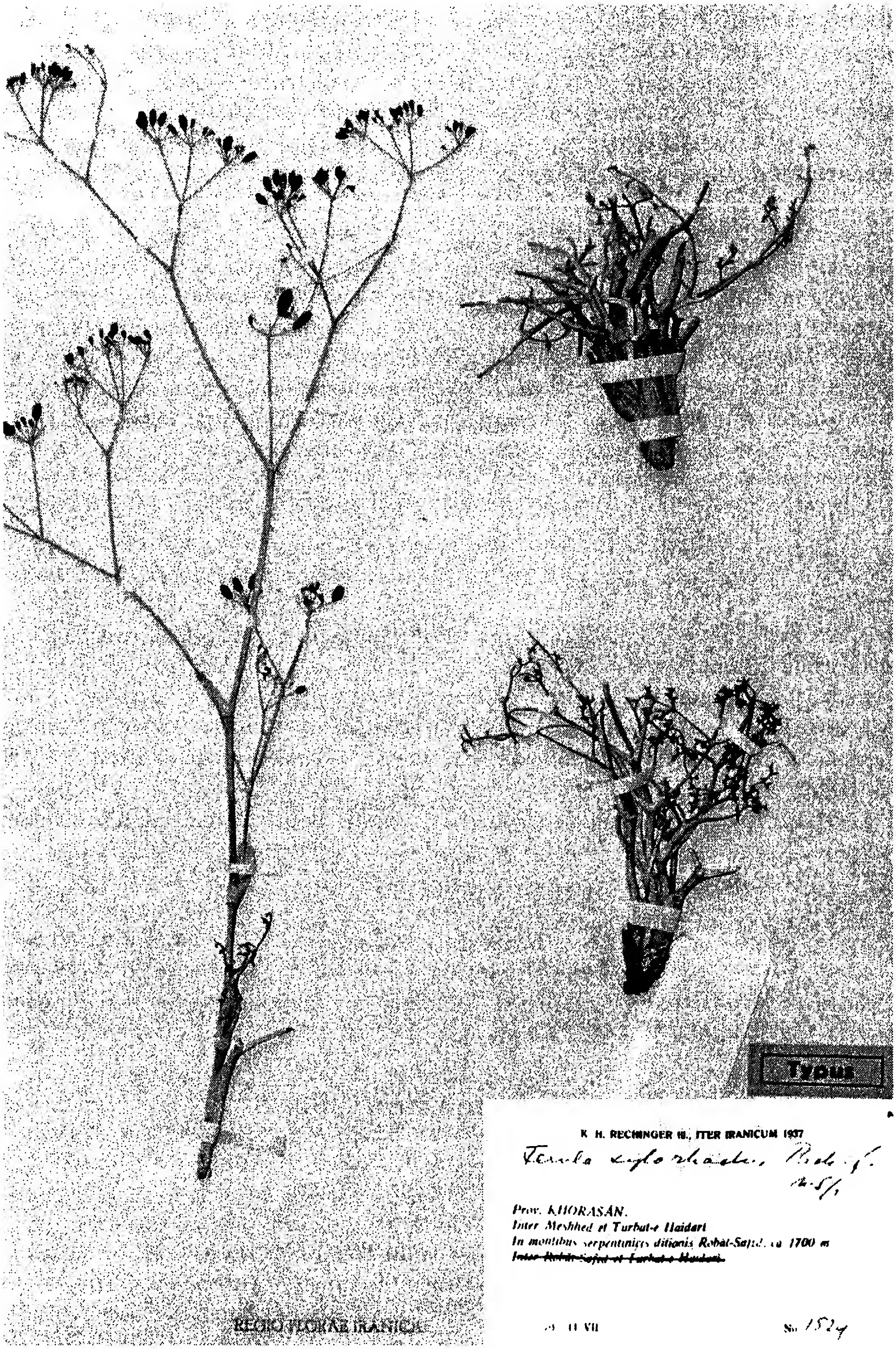

Typus
K. H. RECHINGER fil., ITER IRANICUM 1937
Ferula xylorhachis Rech. f.
Prov. KHORASAN.
Inter Meshhed et Turbat-e Haidari
In montibus serpentinicis ditionis Robat-Safid, ca 1700 m
~~Inter Robat-Safid et Turbat-e Haidari~~
11 VII
No 1524
REGIO FLORAE IRANICAE

Рис. 3. Типовой экземпляр *Ferula xylorhachis* Rech. f.

отличается и от всех изученных ранее видов *Seseli*, и от *Calyptrosciadium bungei* по нуклеотидным последовательностям и в то же время очень сходно с ферулами, более всего из изученных видов этого рода с *F. tenuisecta* Korovin. Это значительно сократило диапазон наших поисков.

Среди туркменских и вообще среднеазиатских видов *Ferula* нет вида, идентичного собранному В. П. Бочанцевым. Однако поскольку последнее растение происходит из района близ стыка границ Туркмении, Афганистана и Ирана, мы обратились к «Flora Iranica», где и нашли ответ на интересующий нас вопрос. Растение № 35 из Гязгядыка оказалось исключительно сходным с *F. xylorhachis*, в частности имеет характерные для *F. xylorhachis* и уникальные в роде *Ferula* одревесневающие и долго сохраняющиеся рахисы розеточных листьев. Образцы из Туркмении имеют полное сходство с *Ferula xylorachis* также и в габитусе, характере рассечения листьев, небольшом числе лучей зонтика и удлиненных ланцетных невздутых влагалищах стеблевых листьев. Важное сходство сравниваемых объектов — отсутствие опушения, так как неопушенные виды в роде *Ferula* редки.

Этот вид ранее был известнен только для нескольких пунктов Ирана (останы Хорасан, Фарс и Семнан) (Chamberlain, Rechinger, 1987) и никогда не указывался для флор Туркмении и всей Средней Азии. Новое местонахождение несколько расширяет известный ареал вида к северу, являясь в то же время близко связанным с ближайшими пунктами распространения в Хорасане.

Номенклатурная справка о виде:

Ferula xylorhachis Rech.f., 1940, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 48: 128; Mozaff., 1983, Fam. Umbell. Iran: 117, 308; D.F.Chamber., Rech.f., 1987, in Fl. Iran. 162: 415, tab. 366; D.Heller, Heyn, 1993, Consp. Fl. Or. 7: 37; Jalili, Jamzad, 1999, Red Data Book Iran: 674.

Голотип: Иран: «Khorasan: Im Schutt der Serpentinberge von Robat-Safid, zwischen Meshhed und Turbat-e Haidari, ca. 1700 m, 10—11.07.1937, *Rechinger* 1529» (W! (рис. 3); изотипы-BM! K! NY S US).

Местонахождение в Туркмении: Туркмения. Бадхыз. Горы Гязгядык. Окр. развалин крепости Ярылганкала. Мелкозем. — каменистые склоны. 1977 V 4. № 35. В. Бочанцев (LE!).

Распространение: Иран (Центр.: Семнан; Вост.: Хорасан; Южн.: Фарс), Туркмения.

Благодарности

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 07-04-00270 и 06-04-48484).

ПРИЛОЖЕНИЕ.
СПИСОК ВИДОВ, ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ КОТОРЫХ ИСПОЛЬЗОВАНЫ ПРИ ПОСТРОЕНИИ МОЛЕКУЛЯРНОГО ДЕРЕВА И ИХ НОМЕРА В ГЕНБАНКЕ

Calyptrosciadium bungei (Boiss.) Pimenov AY941294, AY941266; *Carlesia sinensis* Dunn U30562, U30563; *Cortia depressa* (D.Don) C. Norman. AF008607, AF009086; *Cyclorhiza peucedanifolia* (Franch.) Constance AY038210, AY038224; *Ferula kingdon-wardii* H. Wolff AF164849, AF164824; *F. kokanica* Regel et Schmalh. AF164850, AF164825; *F. tenuisecta* Korovin AF077890; *F. violacea* Korovin AF077891; *Komarovia anisosperma* Korovin AF077897; *Laser rechingeri* Akhani AY974773; *Leutea cupularis* (Boiss.) Pimenov AY941305, AY941277; *L. petiolaris* (DC.) Pimenov AY941306, AY941278; *Libanotis depressa* R. H. Shan et M. L. Sheh AF164829, AF164854; *L. pyrenaica* Bourg. ex Nyman AY179026; *Parasilaus asiaticus* (Korovin) Pimenov AF009121, AF008642; *Peucedanum japonicum* Thunb. ex A. Murray

AF495827, AF495826; *Phlojodicarpus popovii* Sipliv. AF008604, AF009083; *Physospermum cornubiense* DC. U78382, U78442; *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. AF495838, AF495839; *Selinum candollii* DC. U30564, U30565; *Seseli elatum* L.U79623, U79624; *S. galloprovinciale* Reduron AY179025; *S. gracile* Waldst. et Kit. AF008605, AF009084; *S. gummiferum* Pall. ex Sm. AY179023; *S. hippomarathrum* Jacq. AY179033; *S. krylovii* (V. N. Tichom.) Pimenov et Sdobnina U78402, U78462; *S. libanotis* (L.) W. D. J. Koch AF008603, AF009082; *S. longifolium* subsp. *intermedium* Reduron AY179032; *S. montanum* L. U30578, U30579; *S. mucronatum* (Schischk.) Pimenov et Sdobnina AF008606, AF009085; *S. praecox* (Gamisans) Gamisans AY179024; *S. tortuosum* L. AY179031.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гельдиханов А. М. Зонтичные флоры Туркменистана. Ашгабад, 1992. 196 с.

Никитин В. В., Гельдиханов А. М. Определитель растений Туркмении. Л., 1988. 680 с.

Пименов М. Г. Umbelliferae // Определитель растений Средней Азии. Т. 7. Ташкент, 1983.

Baldwin B. G. Phylogenetic utility of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA in plants: an example from the Compositae // Mol. Phylogenet. Evol. 1992. Vol. 1. P. 3—16.

Chamberlain D., Rechinger K. H. Ferula // Flora Iranica. 1987. Lfg. 162. P. 387—426.

Downie S. R., Watson M. F., Spalik K., Katz-Downie D. S. Molecular systematics of Old World *Apioideae* (*Apiaceae*): relationships among some members of tribe Peucedaneae sensu lato, the placement of several island endemic species, and resolution within the apioid superclade // Canad. J. Bot. 2000. Vol. 78. P. 506—528.

Hebert P. D. N., Cywinska A., Ball S. L., de Waard J. R. Biological identifications through DNA barcodes // Proc. Roy. Soc. London. 2003. Vol. B 270. P. 313—321.

Kress W. J., Wurdack K. L., Zimmer E. A. et al. Use of DNA barcodes to identify flowering plants // Proc. Natl. Acad. Sci USA. 2005. Vol. 102. P. 8369—8374.

Pimenov M. G., Kljuykov E. V. Critical notes on the genus *Calyptrosciadium* Rech.f. & Kuber (*Umbelliferae*) // Candollea. 2004. Vol. 59. N 1. P. 95—101.

Spalik K., Reduron J.-P., Downie S. R. The phylogenetic position of *Peucedanum* sensu lato and allied genera and their placement in tribe Selineae (*Apiaceae*, subfamily *Apioideae*) // Plant Syst. Evol. 2004. Vol. 243. P. 189—210.

Valiejo-Roman C. M., Pimenov M. G., Terentieva E. I. et al. Molecular systematics of the Umbelliferae: using nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences to resolve issues of evolutionary relationships // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 7. С. 1—22.

Valiejo-Roman C. M., Terentieva E. I., Samigullin T. H., Pimenov M. G. Relationships among genera in Saniculoideae (Umbelliferae) and connected taxa inferred from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA // Taxon. 2002. Vol. 51. P. 91—101.

Valiejo-Roman C. M., Terentieva E. I., Samigullin T. H. et al. Molecular data (nrITS-sequencing) reveal relationships among Iranian endemic taxa of the Umbelliferae // Feddes Repert. 2006. Vol. 117. P. 367—388.

SUMMARY

For the floras of Tur16111613-kmenistan and the whole Middle Asia, a new species *Ferula xylorhachis*, previously known only in Iranian flora, has been indicated on the basis of V. P. Botchanzev's collection of 1977. The plant has been collected in vegetative state, without fruits and flowers; its generic attribution was clarified using molecular method. Determination of the species was made by comparison with the type material.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35:582.736

© **Е. Г. Филиппов, П. В. Куликов, М. С. Князев**

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ *ASTRAGALUS* И *HEDYSARUM* (*FABACEAE*) ФЛОРЫ РОССИИ

E. G. PHILIPPOV, P. V. KULIKOV, M. S. KNYASEV. CHROMOSOME NUMBERS IN *ASTRAGALUS* AND *HEDYSARUM* (*FABACEAE*) SPECIES OF THE RUSSIAN FLORA

Ботанический сад Уральского отделения РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
Поступила 12.12.2007

Приведены числа хромосом 27 видов, 1 подвида и 1 разновидности рода *Astragalus* и 7 видов рода *Hedysarum*. У 19 видов, 1 подвида и 1 разновидности числа хромосом определены впервые. У 3 видов обнаружены новые числа хромосом, отличающиеся от ранее известных: *Astragalus austriacus* (2n = 32), *A. pseudotataricus* (2n = 16, 32), *Hedysarum gmelinii* (2n = 32, 48).

Ключевые слова: *Astragalus*, *Hedysarum*, числа хромосом, Урал, Поволжье, Сибирь.

Приводимые в данной статье числа хромосом были определены на материале, собранном в 2002—2007 гг. в природных местообитаниях видов *Astragalus* и *Hedysarum* на Урале, в Поволжье и Прибайкалье. Все процитированные гербарные образцы хранятся в гербарии Института экологии растений и животных (ИЭРиЖ) УрО РАН (SVER) в г. Екатеринбурге. Литературные сведения о числах хромосом исследованных видов были проверены по обобщающим кариологическим сводкам (Хромосомные числа.., 1969; Крогулевич, Ростовцева, 1984; Агапова и др., 1990) и базе данных IPCN (http://mobot.mobot.org/W3T/Search/ipcn.html). Звездочкой (*) отмечены таксоны, для которых числа хромосом приводятся впервые.

Astragalus aktjubensis* Sytin, **2n = 96. Оренбургская обл., Соль-Илецкий р-н, в 25 км к югу от с. Покровка, Верхнечебенские меловые горы, 22 VIII 2006, П. В. Куликов.

A. albicaulis* DC., **2n = 16. Волгоградская обл., Ольховский р-н, меловые обнажения по правому берегу р. Иловля, в 2 км к северу от д. Михайловка, у Каменнобродского монастыря, 25 VIII 2006, П. В. Куликов; Саратовская обл., Красноармейский р-н, меловые обнажения у пос. Нижняя Банновка, 1 IX 2006, он же.

A. austriacus Jacq., **2n = 32.** Челябинская обл., Кизильский р-н, около 3 км к северо-западу от пос. Новинка, 15 VII 2005, М. С. Князев. Ранее для этого вида в разных частях ареала приводилось только диплоидное число хромосом 2n = 16 (Магулаев, 1980; Mesíček, Javóurková-Jarolímová, 1992), тетраплоидный цитотип обнаружен впервые.

A. austrouralensis* Kulikov, **2n = 96. Челябинская обл., Троицкий р-н, склон левого берега р. Уй в 7 км ниже с. Бобровка, 16 VIII 2005, П. В. Куликов. Исследованный материал собран в классическом местонахождении вида.

A. brachylobus Fisch. ex DC., **2n = 96.** Астраханская обл., Ахтубинский р-н, в 6 км к югу от пос. Ниж. Баскунчак, близ юго-западного берега оз. Баскунчак, 27 VIII 2006, П. В. Куликов; там же, в нижней части восточного склона горы Бол. Богдо, на скалистом склоне, 27 VIII 2006, он же; Саратовская обл., Красноармейский р-н, меловые обнажения у пос. Нижняя Банновка, 1 IX 2006, он же. Ранее для вида приводились числа хромосом 2n = 96 (Чехов, 1935), 2n = ca. 90 (Магулаев, 1989) и 2n = 16 (Соколовская, Стрелкова, 1948). Последнее указание явно ошибочно и относится к другому виду, так как материал, исследованный в упомянутой работе, был собран в альпийском поясе Главного Кавказского хребта, где *A. brachylobus* не встречается.

A. cicer L., **2n = 64.** Челябинская обл., территория, подчиненная г. Пласт, близ пос. Верхняя Санарка, у дороги на окраине Санарского бора, 31 VIII 2005, П. В. Куликов. Число хромосом совпадает с многочисленными данными, полученными в других частях ареала (Чехов, 1935; Липаева, 1958; Ledingham, 1960; Ledingham, Rever, 1963; Хромосомные числа.., 1969; Магулаев, 1980; Агапова и др., 1990).

A. clerceanus* Iljin et Krasch. subsp. *clerceanus*, **2n = 16. Республика Башкортостан, Бурзянский р-н, правый берег р. Белая в 3 км ниже устья р. Иргизла и д. Кутаново, 9 VII 2007, М. С. Князев; Республика Башкортостан, Кугарчинский р-н, левый берег р. Белая выше урочища Акаваз, 12 VII 2007, он же.

A. clerceanus* subsp. *graniticus* Knjasev, **2n = 16. Пермский край, Чусовской р-н, Чусовской рукав Камского водохранилища, гипсовые обрывы по правому берегу восточнее д. Конец Гор, 9 IX 2006, М. С. Князев; образец с коллекционного участка Ботанического сада УрО РАН, VII 2002, он же (происхождение: Свердловская обл., территория, подчиненная г. Екатеринбург, окрестности ж.-д. ст. Северка, гора Медвежка).

A. cornutus Pall., **2n = 48.** Челябинская обл., Троицкий р-н, правый берег р. Уй ниже пос. Осиповка, 15 VIII 2005, П. В. Куликов. Число хромосом совпадает с ранее приводившимся для этого вида (Чехов, 1935).

A. falcatus Lam., **2n = 16.** Челябинская обл., Каслинский р-н, щебнистые склоны по левому берегу р. Караболка ниже д. Усть-Караболка, 17 VII 2005, П. В. Куликов. Число хромосом совпадает с ранее установленным у этого вида (Kreuter, 1929, 1930; Ledingham, 1960; Ledingham, Rever, 1963; Магулаев, 1980).

A. gorczakovskii L. Vassil. (*A. uralensis* Litv., non L.), **2n = 32.** Челябинская обл., г. Златоуст, гора Косотур, 4 VII 2004, П. В. Куликов. Число хромосом совпадает с ранее известным у вида на Среднем Урале и в Архангельской обл. (Юрцев, Жукова, 1968). Исследованный материал собран в классическом местонахождении вида.

A. gorodkovii Jurtz., **2n = 16.** Полярный Урал, Республика Коми, щебнистые склоны по правому берегу р. Хорота (левый приток р. Елец) в среднем течении, около 3 км ниже устья речки Янышор, 1 VIII 2002, М. С. Князев. Число хромосом совпадает с ранее установленным на материале из классического местонахождения вида — в верхнем течении р. Собь (Юрцев, Жукова, 1968).

A. karelinianus* M. Pop. var. *karelinianus*, **2n = 96. Челябинская обл., Каслинский р-н, Вишневые горы, 28 VIII 2002, М. С. Князев; та же обл., Верхнеуральский р-н, в 3 км к северо-востоку от пос. Вятский, Леоновские горы, у подножия южного склона горы Высокая (Синяя), 31 VII 2005, П. В. Куликов; тот же район, сопки в 3 км к северо-западу от пос. Волковский, 17 VIII 2006, он же.

A. karelinianus* var. *violaceus* Knjasev et Kulikov, **2n = 96. Республика Башкортостан, Зианчуринский р-н, известняковый увал, около 4 км к востоку от с. Тазларово, 4 VIII 2002, Л. И. Агафонов.

A. macropus* Bunge, **2n = 16. Оренбургская обл., Беляевский р-н, правый берег р. Урал, в 4 км к западу от с. Донское, гора Верблюжка, восточная вершина, 1 VIII 2005, П. В. Куликов; та же обл., Соль-Илецкий р-н, в 25 км к югу от с. Покровка, долина сухой речки Шыбынды у подножия Верхнечебенских меловых гор, 5 VIII 2005, он же; та же обл., Сорочинский р-н, в 5 км к северу от г. Сорочинск, 24 VIII 2006, он же.

A. medius* Schrenk, **2n = 16. Оренбургская обл., Беляевский р-н, правый берег р. Урал, в 4 км к западу от с. Донское, гора Верблюжка, южный склон, 18 VIII 2006, П. В. Куликов.

A. onobrychis L., **2n = 64.** Челябинская обл., Верхнеуральский р-н, в 3 км к северо-востоку от пос. Вятский, Леоновские горы, южный склон горы Высокая (Синяя), 11 VIII 2005, П. В. Куликов; Волгоградская обл., Ольховский р-н, меловые обнажения по правому берегу р. Иловля, в 2 км к северу от д. Михайловка, у Каменнобродского монастыря, 26 VIII 2006, он же; Саратовская обл., Пугачевский р-н, к северо-востоку от г. Пугачев, балка близ ж. д., 4 IX 2006, он же. Ранее в различных частях ареала вида многократно было установлено октоплоидное хромосомное число 2n = 64 (Чехов, 1935; Липаева, 1958; Ledingham, 1960; Хромосомные числа.., 1969; Сытин, 1984; Магулаев, 1989; Агапова и др., 1990), совпадающее с нашими данными, но на Северном Кавказе у вида известны и более низкие уровни плоидности — 2n = 16, 32 (Магулаев, 1989).

A. oropolitanus Knjasev et Kulikov, **2n = 48.** Оренбургская обл., Гайский р-н, в 5 км к юго-западу от ж.-д. ст. Губерля, правый берег р. Губерля ниже дома отдыха, 9 VIII 2005, П. В. Куликов; та же обл., Беляевский р-н, правый берег р. Урал, в 4 км к западу от с. Донское, гора Верблюжка, южный склон, 18 VIII 2006, он же. Хромосомное число совпадает с установленным при первоописании вида (Князев, Куликов, 2002). Последний образец собран в классическом местонахождении вида.

A. pallescens* Bieb., **2n = 32. Республика Башкортостан, Туймазинский р-н, оз. Кандрыкуль, северо-западный берег близ шоссе Уфа—Самара, 2 IX 2006, П. В. Куликов. Материал для исследования собран в изолированном, наиболее восточном местонахождении вида, значительно удаленном от основного ареала и впервые обнаруженном в 2001 г. (Князев, Куликов, 2004).

A. pseudomacropus* Knjasev et Kulikov, **2n = 16. Оренбургская обл., Соль-Илецкий р-н, в 25 км к югу от с. Покровка, Верхнечебенские меловые горы, 5 VIII 2005, П. В. Куликов; та же обл., Оренбургский р-н, правый берег р. Донгуз выше пруда у пос. Первомайский, 25 VII 2006, А. Ю. Беляев, Е. С. Васфилова.

A. pseudotataricus Boriss., **2n = 16.** Астраханская обл., Ахтубинский р-н, в 6 км к югу от пос. Ниж. Баскунчак, близ юго-западного берега оз. Баскунчак, 28 VIII 2006, П. В. Куликов. **2n = 32.** Волгоградская обл., Ольховский р-н, меловые обнажения по правому берегу р. Иловля, в 2 км к северу от д. Михайловка, у Каменнобродского монастыря, 25 VIII 2006, он же. Ранее у этого вида на Северном Кавказе было установлено гексаплоидное хромосомное число 2n = 48 (Магулаев, 1989). Диплоидный и тетраплоидный цитотипы обнаружены у вида впервые.

A. scaberrimus Bunge, **2n = 16.** Республика Бурятия, Селенгинский р-н, пески по левому берегу р. Чикой, в 7 км к северу от д. Поворот, 25 V 2006, П. В. Куликов.[1] Хромосомное число совпадает с ранее установленным для этого вида на территории Китая (Zhang, Ma, 1989).

A. silvisteppaceus* Knjasev (*A. austriacus* auct. fl. ural., non Jacq., p. p.), **2n = 32. Пермская обл., Ординский р-н, правый берег р. Кунгур ниже д. Подзуево, 18 VIII 2002, М. С. Князев. Исследованный материал является изотипом вида.

A. subarcuatus* M. Pop., **2n = 32. Оренбургская обл., Соль-Илецкий р-н, в 25 км к югу от с. Покровка, Верхнечебенские меловые горы, 21 VIII 2006, П. В. Куликов.

---

[1] Материал для исследования был получен из семян, собранных из плодов предыдущего года.

A. suffruticosus DC. (*A. fruticosus* Pall.), **2n = 16.** Республика Бурятия, Иволгинский р-н, близ с. Хурумша, 7 VI 2006, П. В. Куликов.[1] Ранее для этого вида приводились диплоидное (2n = 16) и тетраплоидное (2n = 32) числа хромосом (Ledingham, 1960; Карташова, Малахова, 1970; Беляева, Сипливинский, 1977; Крогулевич, Ростовцева, 1984).

A. sulcatus L., **2n = 16.** Республика Башкортостан, Хайбуллинский р-н, долина р. Таналык у южной окраины пос. Акъяр, 17 VIII 2006, П. В. Куликов; Оренбургская обл., Соль-Илецкий р-н, в 25 км к югу от с. Покровка, долина сухой речки Шыбынды у подножия Верхнечебенских меловых гор, 21 VIII 2006, он же. Диплоидное число хромосом (2n = 16) ранее было установлено на материале из ряда пунктов, расположенных в разных частях ареала вида (Чехов, 1935; Липаева, 1958; Ledingham, 1960; Карташова, Малахова, 1970; Красников, Шауло, 1990; Dobeš et al., 1996).

A. temirensis* M. Pop., **2n = 16. Оренбургская обл., Беляевский р-н, правый берег р. Урал, в 4 км к западу от с. Донское, гора Верблюжка, южный склон, 1 VIII 2005, П. В. Куликов.

A. tenuifolius* L., **2n = 16. Оренбургская обл., Соль-Илецкий р-н, в 25 км к югу от с. Покровка, Верхнечебенские меловые горы, 20 VIII 2006, П. В. Куликов.

A. varius S. G. Gmel., **2n = 16.** Оренбургская обл., Соль-Илецкий р-н, пески по правобережью р. Илек, в 4 км к юго-западу от с. Буранное, 6 VIII 2005, П. В. Куликов; та же обл., Сорочинский р-н, в 5 км к северу от г. Сорочинск, 24 VIII 2006, он же; Волгоградская обл., Ольховский р-н, меловые обнажения по правому берегу р. Иловля, в 2 км к северу от д. Михайловка, у Каменнобродского монастыря, 26 VIII 2006, он же; Астраханская обл., Ахтубинский р-н, в нижней части восточного склона горы Бол. Богдо, на скалистом склоне, 27 VIII 2006, он же; тот же р-н, в 6 км к югу от пос. Ниж. Баскунчак, близ юго-западного берега оз. Баскунчак, 28 VIII 2006, он же; та же обл., Харабалинский р-н, в 3 км к северу от пос. Сасыколи, урочище «Пески Вонючие», 30 VIII 2006, он же. Диплоидное число хромосом (2n = 16) ранее было установлено у этого вида в Болгарии (Pavlova, Kozhuharov, 1993).

Hedysarum argyrophyllum* Ledeb., **2n = 16. Оренбургская обл., Беляевский р-н, правый берег р. Урал, в 4 км к западу от с. Донское, гора Верблюжка, южный склон, 1 VIII 2005, П. В. Куликов.

H. cretaceum* Fisch., **2n = 16. Волгоградская обл., Ольховский р-н, меловые обнажения по правому берегу р. Иловля, в 2 км к северу от д. Михайловка, у Каменнобродского монастыря, 25 VIII 2006, П. В. Куликов.

H. gmelinii Ledeb., **2n = 32.** Челябинская обл., Кизильский р-н, около 3 км к северо-западу от пос. Новинка, 15 VII 2005, М. С. Князев. **2n = 48**. Республика Башкортостан, Туймазинский р-н, оз. Кандрыкуль, северо-западный берег близ шоссе Уфа—Самара, 2 IX 2006, П. В. Куликов. Ранее у этого вида в Южной Сибири (на Алтае, в Хакасии, Туве, Прибайкалье) было неоднократно определено число хромосом 2n = 28 (Карташова, Малахова, 1970; Пленник, Ростовцева, 1977; Курбатский, 1994), а на территории Китая — 2n = 16 (Yan et al., 1989). Примечательно, что у близкого южносибирского вида *H. setigerum* Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey., иногда рассматриваемого как подвид *H. gmelinii* subsp. *setigerum* (Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey.) Kurbatsky, известны числа хромосом 2n = 28, 32, 48 (Карташова, Малахова, 1970; Гатцук, 1967; Пленник, Ростовцева, 1977; Курбатский, 1994). Приводимые числа хромосом являются новыми для *H. gmelinii* и впервые установлены для изолированной поволжско-южноуральской части его ареала. В южноуральских местонахождениях *H. gmelinii* различие по числу хромосом сопровождается некоторыми морфологическими отличиями, что позволяет сделать вывод о наличии двух рас в пределах западного фрагмента ареала этого чрезвычайно полиморфного вида.

H. grandiflorum* Pall., **2n = 16. Оренбургская обл., Сакмарский р-н, известняковый увал «Гребни» по левобережью р. Сакмара к юго-западу от с. Сакмара, 4 IX 2002, М. С. Князев.

H. × polychromum* Kulikov, **2n = 16. Оренбургская обл., Соль-Илецкий р-н, в 25 км к югу от с. Покровка, Верхнечебенские меловые горы, 5 VIII 2005, П. В. Куликов; Челябинская обл., Троицкий р-н, скалы по левому берегу р. Уй ниже пос. Осиповка, 15 VIII 2005, он же. Последний образец собран в классическом местонахождении вида.

H. razoumovianum* Fisch. et Helm ex DC., **2n = 16. Оренбургская обл., Саракташский р-н, известняковый массив Нос-Гора по правому берегу р. Сакмара у д. Верх. Черноречка, против ж.-д. ст. Кандуровка, 2 VII 2000, М. С. Князев. **2n = 48.** Оренбургская обл., Беляевский р-н, правый берег р. Урал, в 4 км к западу от с. Донское, гора Верблюжка, восточная вершина, 2 VIII 2005, П. В. Куликов.

H. tscherkassovae* Knjasev, **2n = 16. Оренбургская обл., Соль-Илецкий р-н, в 25 км к югу от с. Покровка, Верхнечебенские меловые горы, 5 VIII 2005, П. В. Куликов.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность В. Н. Ольшвангу (ИЭР и Ж УрО РАН, Екатеринбург, Россия) и K. Nupponen (Хельсинки, Финляндия) за помощь в организации и проведении полевых исследований.

Исследования частично поддержаны грантом Российского фонда фундаментальных исследований Урал № 07-04-96111.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Семейства *Aceraceae — Menyanthaceae* / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1990. 509 с.

Беляева В. А., Сипливинский В. Н. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов байкальской флоры // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 8. С. 1132—1142.

Гатцук Л. Е. Жизненные формы в роде *Hedysarum* L. и их эволюционные взаимоотношения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72. Вып. 3. С. 53—64.

Карташова Н. Н., Малахова Л. А. Кариологическая характеристика некоторых видов бобовых Юго-Восточного Алтая // Проблемы комплексного изучения географического района и методы краеведческой работы в школе. Новокузнецк, 1970. С. 22—26.

Князев М. С., Куликов П. В. Новый вид рода *Astragalus* (*Fabaceae*) с Южного Урала // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 2. С. 137—141.

Князев М. С., Куликов П. В. Астрагалы (*Astragalus* L., *Fabaceae*) секции *Xiphidium* Bunge во флоре Урала // Новости систематики высших растений. СПб., 2004. Т. 36. С. 123—148.

Красников А. А., Шауло Д. Н. Числа хромосом представителей некоторых семейств сосудистых растений Новосибирской области. II // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 1. С. 118—120.

Крогулевич Р. Е., Ростовцева Т. С. Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1984. 288 с.

Курбатский В. И. *Hedysarum* L. — Копеечник // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. С. 153—166.

Липаева Л. И. К вопросу о значении полиплоидии в эволюции растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1958. Т. 63. Вып. 5. С. 146—149.

Магулаев А. Ю. Хромосомные числа некоторых бобовых Северного Кавказа // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 6. С. 836—843.

Магулаев А. Ю. Числа хромосом некоторых видов *Astragalus* (*Fabaceae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1519—1521.

Пленник Р. Я., Ростовцева Т. С. К изучению чисел хромосом у бобовых Южной Сибири // Растительные ресурсы Южной Сибири и пути их освоения. Новосибирск, 1977. С. 80—84.

Соколовская А. П., Стрелкова О. С. Географическое распределение полиплоидов: Исследование флоры альпийской области Центрального Кавказского хребта // Учен. зап. пед. ин-та им. А. И. Герцена. 1948. № 66. С. 195—216.

Сытин А. К. Цитотаксономическое изучение кавказских видов секции *Onobrychium* рода *Astragalus* (*Fabaceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 5. С. 680—683.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Чехов В. П. Кариосистематический очерк трибы *Galegae* Bronn. // Тр. Биол. науч.-исслед. ин-та. Томск, 1935. Т. 1. С. 143—196.

Юрцев Б. А., Жукова П. Г. Полиплоидные ряды и таксономия (на материале анализа некоторых групп арктических бобовых) // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 11. С. 1531—1542.

Dobeš C., Kiehn M., Vitek E. Beiträge zur Gefässpflanzen-Flora von Österreich: Chromosomenzählungen. III // Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. 1996. Vol. 133. P. 301—318.

Kreuter E. Chromosomenstudien bei den Galegeen // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1929. Bd 47. S. 99—101.

Kreuter E. Beitrag zu karyologisch-systematischen Studien an Galegeen // Planta. 1930. Bd 11. S. 1—44.

Ledingham G. F. Chromosome numbers in *Astragalus* and *Oxytropis* // Canad. Journ. Genet. and Cytol. 1960. Vol. 2. P. 119—128.

Ledingham G. F., Rever B. M. Chromosome numbers of some southwest Asian species of *Astragalus* and *Oxytropis* (*Leguminosae*) // Canad. Journ. Genet. and Cytol. 1963. Vol. 5. P. 18—32.

Mesíček J., Javóurková-Jarolímová V. List of Chromosome Numbers of the Czech Vascular Plants. Praha, 1992.

Pavlova D. K., Kozhuharov S. I. Chromosome numbers of Bulgarian angiosperms // Fitologija. 1993. Vol. 44. P. 75.

Yan G.-X., Zhang S.-Z., Yan J.-F. et al. Chromosome numbers and geographical distribution of 68 species of forage plants // Grassland of China [Zhongguo caoyuan]. 1989. Vol. 4. P. 53—60.

Zhang S.-Z., Ma Y.-C. IOPB chromosome data 1 // International Organization of Plant Biosystematists Newsletter. 1989. Vol. 13. P. 21—22.

SUMMARY

Chromosome numbers are counted in 27 species, 1 subspecies, and 1 variety of *Astragalus*, and 7 species of *Hedysarum* including those counted for the first time in 19 species, 1 subspecies, and 1 variety. The chromosome numbers counted are different from those known formerly in 3 species: *Astragalus austriacus* ($2n = 32$), *A. pseudotataricus* ($2n = 16, 32$), *Hedysarum gmelinii* ($2n = 32, 48$).

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.3 578.6

© О. Н. Воронова

ЭКСПРЕСС-АНАЛИЗ СЕМЯЗАЧАТКОВ МЕТОДОМ ПРОСВЕТЛЕНИЯ И ЕГО ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В ЭМБРИОЛОГИИ

O. N. VORONOVA. RAPID ANALYSIS OF OVULES BY METHOD OF CLEARING AND ITS USE IN EMBRYOLOGY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: o_voronova@list.ru
Поступила 08.10.2007

Проведено цитоэмбриологическое исследование подсолнечника, при котором последовательно используются два различных метода. С помощью метода просветления крупных объектов производится экспресс-анализ семязачатков. Дальнейшее детальное изучение различных структур осуществляется после приготовления постоянных препаратов. Даны описание комбинированного метода и краткая характеристика используемых реактивов.

Ключевые слова: методика просветления материала, методика цитоэмбриологического исследования, временные и постоянные препараты, *Helianthus*.

Традиционно цитоэмбриологические исследования проводятся под световым микроскопом на постоянных препаратах. Материал сначала фиксируется, затем отмывается от фиксатора, проводится через серию спиртов и промежуточных жидкостей, заключается в парафин и нарезается на микротоме; препараты окрашиваются, монтируются в заливочную среду, и только после проведения этих процедур можно приступать к анализу (Зибен, 1915; Навашин, 1936; Прозина, 1960; Паушева, 1980, и др.).

В то же время есть методы исследования семязачатков, где вся процедура от фиксации до просмотра объекта намного сокращена и упрощена. Чтобы исследовать под световым микроскопом без изготовления срезов используют разные приемы: вычленение зародышевых мешков, эндосперма, пыльцы (Поддубная-Арнольди, 1954; Петрова, 1970; Еналеева и др., 1972; Солнцева, Левковский, 1978), получение давленных препаратов и/или использование «оптических» срезов с предварительным просветлением и обесцвечиванием материала каким-либо реагентом (Джапаридзе, 1953; Прозина, 1960; Herr, 1971; Crane, 2001).

Использование метода просветленных препаратов обычно ограничивалось растениями, у которых очень мелкие семязачатки и зародышевый мешок окружен одним или несколькими слоями клеток. У подсолнечника, особенно у культурных форм, семязачаток, напротив, очень крупный, массивный и для него этот метод не использовали ранее. В то же время зародышевый мешок у подсолнечника располагается строго в базальном конце семязачатка, занимая около 1/10 его объема, и непосредственно вокруг зародышевого мешка присутствуют слои интегументального тапетума и интегументальной паренхимы. Крупные размеры семязачатка облегчают проведение с ним подготовительных процедур, а слои клеток интегумента хорошо просветляются и позволяют видеть довольно четко все элементы зародышевого мешка: яйцевой аппарат, центральную клетку с ядром и антиподы.

На основе метода тотальных просветленных препаратов была отработана *комбинированная* методика светомикроскопического исследования. Методика позволяет сначала оценить общее цитоэмбриологическое состояние семязачатков, используя метод просветления, затем провести отбор семязачатков по интересующим показателям, провести в парафин и получить срезы для световой микроскопии (см. таблицу-вклейку, *1—3*).

Описание метода

Фиксация. Материал для цитоэмбриологических исследований фиксируют, как правило, темпорально, т.е. через определенные промежутки времени после опыления. У подсолнечника отделяют кусочки корзинки или же отдельные трубчатые цветки извлекают пинцетом из корзинки и помещают в фиксатор FAA (ФАА).

Материал можно обрабатывать уже через 12—24 ч после фиксации. Семязачатки вычленяют из завязи и переносят в 70°-ый этанол. Далее их надо отмыть от фиксатора в 2—3 сменах 70°-го этанола, оставляя на 1—2 ч в каждом растворе. Материал можно хранить в 70°-ом спирте.

Окрашивание. Перед проведением процедуры просветления материал можно подкрасить каким-либо ядерным красителем, например сафранином. Время окрашивания подбирается в зависимости от объекта. Лучше слегка перекрасить, поскольку при дальнейшей обработке в спиртах часть красителя вымывается и происходит дифференцировка.

1) Сафранин — 10—30 мин.
2) Спирт этиловый I 70° — 5 мин.
3) Спирт этиловый II 70° — 5 мин.

Примечание: предварительное окрашивание облегчает дальнейшие манипуляции с материалом, позволяя хорошо видеть его в растворе просветляющего вещества. Не рекомендуется использовать реактивы, способные окрашивать цитоплазму. Например, гематоксилин по Эрлиху окрашивает в семязачатке подсолнечника не только ядра, но и интенсивно красит цитоплазму клеток интегументального тапетума, что затрудняет просмотр и анализ готовых препаратов.

Просветление. На первом этапе материал проводят через серию спиртов повышающейся концентрации до 96°, далее идут три смеси этанола и метилбензоата, затем материал переносят в чистый метилбензоат.

Приготовление смесей: Смесь I — 1 часть метилбензоата : 2 части 96°-го этилового спирта, Смесь II — 2 : 2, Смесь III — 2 : 1.

1) Спирт этиловый 80° — 15—30 мин.
2) Спирт этиловый 90° — 15—30 мин.
3) Спирт этиловый 96° — 15—30 мин.
4) Смесь I — 15—30 мин.
5) Смесь II — 15—30 мин.
5) Смесь III — 15 — 30мин.
7) Метилбензоат — 15—30 мин.

Примечание: уже в Смеси III объект, как правило, становится полупрозрачным и плохо заметным в растворе.

Анализ и хранение препаратов. Для просмотра лучше использовать стекла с лунками или специально подготовленные предметные стекла, на которые заранее толстой линией канадского бальзама наносится рамка. У подсолнечника довольно крупные семязачатки и без такой подготовки сложно заклеить их между предметным и покровным стеклом.

Из чистого метилбензоата семязачатки переносятся на предметное стекло или в каплю метилбензоата (временные препараты), или в каплю канадского бальзама (постоянные препараты). Постоянные препараты можно хранить в течение нескольких месяцев, транспортировать и использовать для фотографирования.

Перевод материала в парафин. Для заключения в парафин образцов из постоянных препаратов последние надо размонтировать. Препараты помещают в чашки Петри с ксилолом на 10—30 мин, после чего покровное стекло снимается, а материал переносится в бюксы с чистым ксилолом на 15—30 мин. Ксилол лучше заменить еще один раз на свежий и затем к нему добавить измельченный парафин (или специальную парафиновую среду, например Histomix©plus). Бюксы с материалом помещаются в термостат на 56—60°C на 5—10 дней до полного исчезновения запаха ксилола. Ксилол из парафиновой смеси испаряется несколько дольше, чем хлороформ, который обычно используется при проводке в качестве промежуточной жидкости.

1) Ксилол в чашке Петри — 10—30 мин.
2) Ксилол I в бюксе — 15—30 мин.
3) Ксилол II бюксе — 15—30 мин.
4) Ксилол с парафином при 56—60°C на 5—10 дней.

Можно провести в парафин и материал из временных препаратов. Семязачатки снимаются с предметного стекла, переносятся в бюксы с чистым метилбензоатом, который один раз сменяется на свежий и затем добавляется парафин. Бюксы устанавливаются в термостат на 40° на 12—24 ч, затем материал переносится в чистый парафин, который надо сменить 3 раза (по способу Рейхерта и Ветцеля, 1928; цит. по: Прозина, 1960). Этим же способом можно воспользоваться для ускорения проводки в парафин и при использовании ксилола.

1) Метилбензоат I — 15—30 мин.
2) Метилбензоат II — 15—30 мин.
3) Метилбензоат с парафином при 40°C на 12—24 ч.
4) Парафин I при 55—60°C на 2 ч.
5) Парафин II при 55—60°C на 2 ч.
6) Парафин III при 55—60°C на 2 ч.

Парафинизированный материал после просветления получается более хрупким, чем при обычной проводке, но полностью пригоден для резки на микротоме. Срезы можно окрасить, например, сложной тройной окраской (Камелина и др., 1992), гематоксилином по Гейденгайну с подкрашиванием алциановым синим (Жинкина, Воронова, 2000) или толлуидиновым синим (см. далее) и т. д. Затем срезы заклеивают водорастворимой заливочной средой (например, мовиолом) или же, проведя еще через спирт и ксилол, традиционным канадским бальзамом.

1) Толуол I (для удаления парафина со срезов) — 15—30 мин.*
2) Толуол II — 15—30 мин.
3) Спирт I — 15—30 мин.
4) Спирт II — 15—30 мин.
5) Вода дистиллированная — 3—5мин.

6) Толуидиновый синий 1%-й — 5—10 мин.

7) Вода водопроводная — 10 мин.

8) Вода дистиллированная — 3—5 мин.

9) Нанести на стекло каплю водорастворимой заливочной среды, накрыть покровным стеклом и просушить.

* Для ускорения процесса депарафинирования стекла со срезами можно слегка нагреть до 50—52°C (перегревать нежелательно!) для расплавления парафина, перед тем как помещать в толуол.

Используемые реактивы

FAA (ФАА, ФУС). Фиксирующая жидкость — смесь формалина, ледяной уксусной кислоты и этилового спирта. По составу ФАА близок к фиксатору Чемберлена. Существует разные варианты приготовления, отличающиеся соотношением ингредиентов.

1) 90 мл 50°-го этилового спирта, 5 мл ледяной уксусной кислоты и 5 мл формалина продажного (40%-го формальдегида) (Фурст, 1979).

2) 50 мл 95°-го этилового спирта, 5 мл ледяной уксусной кислоты, 10 мл формалина (37 % формальдегида), 35 мл дистиллированной воды (Ruzin, 1999).

3) 100 мл 70°-го этилового спирта, 7 мл ледяной уксусной кислоты и 7 мл формалина продажного (40%-го формальдегида) (Барыкина и др., 2000).

В лаборатории эмбриологии БИН РАН обычно используется ФАА, приготовленный по варианту 3.

Материал фиксируется в течении 18—24 ч. Фиксатор хорош тем, что материал в нем можно держать практически неопределенно долго, что удобно при полевом сборе и в экспедициях.

Сафранин. Carthamine; Cotton red; Gossypimine; Safranine O, T, T extra; Tolusafranin. Основной краситель диазонового ряда. Представляет собой смесь 3,6-диамино-2,7-диметил-10-фенилфеназония хлористого (основная фракция) и 3,6-диамино-2,7-диметил-10-*о*-толилфеназония хлористого. Красно-коричневый порошок. Растворим в воде (1 : 22 при 15 °C раствор красного цвета) и в этиловом спирте (1 : 28 при 15 °C раствор красного цвета с желтовато-красной флуоресценцией). Токсичен. (Фрайштат, 1980).

Приготовление красителя: 1 г сафранина растворяют в 100 мл абсолютного спирта, а затем разбавляют водой вдвое. Получается 0.5%-й раствор сафранина в 50°-ом спирте (Прозина, 1960).

Толуидиновый синий. 3-Амино-6-диметиламино-2-метилфенотиазония хлористого двойная цинковая соль. $(C_{15}H_{16}ClN_3S)_2 \cdot ZnCl_2$. Толуидиновый голубой; Bleu de toluidine; Blutene-chlorid; Methylene blue T50, T Textra; Toluidinblau O; Toluidine blue O, T50, Textra. Основной краситель тиазинового ряда (Фрайштат, 1980). Растворим в воде, спирте и уксусной кислоте. Красит почти все ткани, давая разные оттенки от розовато-фиолетового до темно-синего (Барыкина и др., 2000).

Приготовление красителя: 1 г толуидинового синего растворяют в 100 мл 1%-й уксусной кислоты.

Метилбензоат. Метиловый эфир бензойной кислоты. $C_8H_8O_2$. Практически не растворим в воде, растворим в этиловом и метиловом спиртах и хлороформе. Горюч. Показатель преломления 1.5150—1.5180 (Фрайштат, 1980).

Ксилол (о-ксилол). Диметилбензол. $C_8H_{10.}$ Практически нерастворим в воде, растворах кислот и щелочей; смешивается во всех соотношениях с абсолютированным этиловым спиртом, диэтиловым эфиром, сероуглеродом, жирными и многими эфирными маслами. Горюч. Наркотик, при длительном воздействии поражает кроветворные органы, вызывает анемию (Фрайштат, 1980).

Толуол. Метилбензол. C_7H_8. Плохо растворим в воде, смешивается с этиловым спиртом, диэтиловым эфиром, ацетоном, хлороформом, сероуглеродом, ледяной уксусной кислотой. Горюч. Легко воспламеняется. Токсичен, раздражает слизистые оболочки и кожу (Фрайштат, 1980).

Парафиновая среда. Histomix©plus (производится компанией «Биовитрум»). Точка плавления 54°C. С его использованием можно делать срезы толщиной до 3 мкм.

Заливочные среды

Мовиол. Mowiol 50—88. Vinylalkohol polimer. Поливиниловый спирт. Белый аморфный продукт. Легко растворим в воде, глицерине, гликолях, водных растворах солей (Фрайштат, 1980). Показатель преломления 1.54 (Барыкина и др., 2000).

Канадский бальзам. Природное вещество, добываемое из канадской пихты. Иногда используют бальзам, получаемый из бальзамической пихты («пихтовый бальзам») или кедровой сосны («кедровый бальзам»). Показатель преломления 1.53 (Барыкина и др., 2000). Сухой бальзам растворяют в ксилоле до консистенции густого меда, для ускорения процесса можно поместить баночку с бальзамом в термостат на 40 °C.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-08114_офи_а, № 08-04-00076) и гранта президента РФ по поддержке научных школ (проект НШ-2096.2008.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г. и др. Основы микротехнических исследований в ботанике. Справочное руководство. М., 2000. 127 с.

Джапаридзе Л. И. Практикум по микроскопической химии растений. М., 1953. 152 с.

Еналеева Н. Х., Тырнов В. С., Хохлов С. С. Выделение зародышевых мешков покрытосеменных растений путем мацерации тканей // Цитология и генетика. 1972. Т. 6. № 5. С. 439—441.

Зибен Г. Введение в ботаническую микротехнику. Петроград, 1915. 890 с.

Жинкина Н. А., Воронова О. Н. К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 6. С. 168—171.

Камелина О. П., Проскурина О. Б., Жинкина Н. А. К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 93—96.

Навашин М. С. Методика цитологического исследования для селекционных целей. М., 1936. 86 с.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304 с.

Петрова Т. Ф. Метод приготовления тотальных эмбриологических препаратов эндосперма // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 11. С. 1662—1664.

Поддубная-Арнольди В. А. Ускоренные приемы эмбриологического исследования на фиксированном материале // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1954. Вып. 18. С. 81—91.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

Солнцева М. П., Левковский В. П. Ускоренное приготовление постоянных препаратов целых зародышевых мешков и пыльцевых комплексов растений // Цитология и генетика. 1978. Т. 12. № 6. С. 489—492.

Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М., 1979. 156 с.

Фрайштат Д. М. Реактивы и препараты для микроскопии. М., 1980. 480 с.

Crane C. F. Classification of apomictic mechanisms. Appendix: methods to clear angiosperm ovules // The flowering of apomixes: from mechanisms to genetic engineering / Eds Savidan V., Carman J.G., Dresselhaus T. Mexico. 2001. P. 35—43.

Herr J. M., jr. A new clearing-squash technique for the study of ovule development in angiosperms // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 58. N 8. P. 785—790.

Ruzin S. E. Plant microtechnique and microscopy. New York; Oxford, 1999. 322 p.

SUMMARY

During the investigation of sunflower, the necessity of combining methods of total clearing ovules and classical cyto-embryological methods was revealed. The description of the combined technique and used chemicals is given.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47+57) : 58

© Д. В. Гельтман

МИХАИЛ ГЕОРГИЕВИЧ ПИМЕНОВ: К 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ

D. V. GELTMAN. MIKHAIL GEORGIEVICH PIMENOV: TO 70th ANNIVERSARY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)-346-36-43
E-mail: geltman@binran.ru
Поступила 08.04.2008

29 сентября 2007 г. исполнилось 70 лет Михаилу Георгиевичу Пименову — главному научному сотруднику Ботанического сада Московского государственного университета, доктору биологических наук, профессору, одному из самых активных и продуктивных отечественных систематиков-ботаников.

М. Г. родился в Москве, в семье выдающегося русского художника Юрия (Георгия) Ивановича Пименова. В 1954 г. поступил на биолого-почвенный факультет Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, который закончил в 1959 г. по кафедре геоботаники.

После окончания университета М. Г. в 1959—1973 гг. работал во Всесоюзном научно-исследовательском институте лекарственных растений (ВИЛАР). Тематика его работ была связана главным образом с поиском новых лекарственных растений и определением запасов лекарственного растительного сырья. Уже тогда определился основной объект будущих исследований М. Г. — семейство зонтичных.

Работа в ВИЛАР была связана с многочисленными экспедициями — Сибирь, Дальний Восток, Кавказ, позже — Средняя Азия, что дало М. Г. значительный полевой опыт, так необходимый каждому систематику. Параллельно он обучался под руководством чл.-корр. Ал. А. Федорова в заочной аспирантуре Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), а в 1969 г. на заседании его Ученого совета защитил кандидатскую диссертацию на тему «Систематическое и ресурсоведческое изучение дальневосточных видов рода *Angelica* L., содержащих кумарины».

Специфика работы в ВИЛАР требовала от М. Г. освоения биохимических методов и подходов. Наряду с публикациями по систематике он занимался изучением биохимического состава растений с целью создания новых лекарственных препаратов, подготовил важную сводку по кумариносодержащим растениям. Однако биохимический метод был использован не только в прикладном отношении — М. Г. одним из первых в стране стал заниматься хемосистематикой, а статью с результатами использования методов столь популярной ныне молекулярной систематики опубликовал еще в 1979 г.

В 1973 г. М. Г. перешел на работу в Ботанический сад МГУ, где заведовал отделом флоры, а в настоящее время является главным научным сотрудником и руководителем сектора систематики и географии растений. В МГУ М. Г. продолжил и развил свое научное направление, состоящее в многостороннем анализе проблем систематики, филогении и ботанической географии семейства зонтичных, преимущественно Азии. В 1984 г. он защитил докторскую диссертацию на тему «Зонтичные Средней Азии и Казахстана», как и кандидатскую — в совете БИН.

Творческая активность М. Г. после защиты докторской не снизилась. Он продолжал участвовать в экспедициях в Среднюю Азию, Казахстан, на Кавказ, Дальний Восток. После 1991 г., когда открылись новые возможности путешествий за рубеж, М. Г. не только побывал во многих важнейших гербариях мира, но и проводил полевые исследования в Турции, Китае, Индии, Непале, некоторых других странах Азии, а также в Южной Африке.

Перу М. Г. принадлежат обработки семейства зонтичных для «Определителя растений Средней Азии», «Флоры Таджикской ССР», «Флоры Сибири», сводки

Экспедиция в пустыню Кызылкум, 1987 г.

В ботаническом саду Женевы. 2005 г.

«Сосудистые растения советского Дальнего Востока», отдельные роды им были обработаны для «Flora Iranica» и англоязычной «Флоры Китая». Помимо этого, М. Г. является соавтором монографий «Ферулы Казахстана» и «Зонтичные Киргизии», а в целом — автором и соавтором более 500 научных работ (420 — без учета тезисов и рецензий).

М. Г. описал 25 новых родов зонтичных (*Arafoe*, *Autumnalia*, *Bilacumaria*, *Cnidiocarpa*, *Demavendia*, *Dimorphosciadium*, *Fergania*, *Gongylotaxis*, *Kailashia*, *Karatavia*, *Kitagawia*, *Leutea*, *Lomaticaroa*, *Magadania*, *Mediasia*, *Mozaffariania*, *Neoconopodium*, *Oreocomopsis*, *Pseudotarchydium*, *Rupiphila*, *Sajania*, *Spaenolobium*, *Sphaerosciadium*, *Tamamschjanella* и *Xyloselinum*), многочисленные внутриродовые таксоны и 78 новых видов зонтичных. В результате ревизий разных групп в пределах семейства им предложены многочисленные новые номенклатурные комбинации.

М. Г. одним из первых среди отечественных ботаников понял важность компьютерной обработки информации, возможно потому, что достаточно давно занимался применением математических методов в систематике растений и опубли-

В горах Китая. Провинция Юннань, 1998 г.

ковал соответствующий обзор. Он активно участвовал в первых совещаниях по применению компьютерной техники в ботанике, каждый раз представляя новые программные продукты. На первых персональных компьютерах, которые сейчас кажутся допотопными, М. Г. с помощью программиста М. В. Леонова сумел создать законченные (что случается не столь уж часто!) базы данных, которые легли в основу сводок по номенклатуре и кариологии зонтичных, опубликованных зарубежными издательствами. Эти работы являются настольными для всех систематиков мира, занимающихся данным семейством. Сейчас в печати находится его важнейшая работа «Prodromus *Umbelliferarum* asiaticarum», также созданная на основе базы данных.

Под руководством М. Г. в Ботаническом саду МГУ сформировался небольшой, но эффективно работающий научный коллектив, занимающийся систематикой зонтичных, который включает как штатных сотрудников сада, так и представителей других подразделений университета. Характерная черта работ этого коллектива — использование различных методов исследований, причем для решения реальных таксономических проблем, а не просто для того, чтобы попасть в число «передовых». Следует отметить, что формирование и основные достижения этого коллектива пришлись на годы, которые обычно называют «нелегкими» для отечественной науки; по-видимому, это произошло потому, что М. Г. и его коллеги обращали больше внимания на открывшиеся в эти годы новые возможности, чем на возникшие трудности.

М. Г. является действительным членом Российской академии естественных наук, членом Русского ботанического общества, Московского общества испытателей природы, Международной ассоциации систематиков растений, организации по изучению систематики растений средиземноморского региона (OPTIMA), активно работает в составе редколлегии «Ботанического журнала». М. Г. принимает участие в большинстве российских и многих международных конференций и совещаний по систематике, филогении и ботанической географии, где нередко выступает с докладами и в дискуссиях.

М. Г. часто бывает в Санкт-Петербурге, и сотрудники Гербария БИН считают его вполне «своим». Пожалуй, М. Г. в одинаковой мере принадлежит московской и петербургской ботаническим школам, что, по-видимому, в немалой мере и определяет его успехи в науке.

Свой юбилей М. Г. встретил в хорошем настроении, полным планов и новых идей. Пожелаем ему крепкого здоровья и удачи для осуществления всего задуманного!

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ М. Г. ПИМЕНОВА (БЕЗ РЕЦЕНЗИЙ, ХРОНИКАЛЬНЫХ СТАТЕЙ И ТЕЗИСОВ ДОКЛАДОВ)

1963. Об идентичности *Angelica refracta* Fr. Schmidt и *A. genuflexa* Nutt. // Биол. науки. № 2. С. 121—123. (Совместно с В. Н. Тихомировым).

Дудник медвежий — новый источник кумаринов // Фармация. № 4. С. 41—44. (Совместно с Г. К. Никоновым и Н. И. Родиной).

1964. Лактоны дудника преломленного // Фармация. № 2. С. 23—27. (Совместно с Г. К. Никоновым и Н. И. Родиной).

Интересные флористические находки на крайнем севере Сахалина // Бот. журн. Т. 49. № 2. С. 253—258.

Географическая изменчивость морфологических и биохимических признаков *Rosa rugosa* Thunb. на Дальнем Востоке // Там же. № 6. С. 865—870. (Совместно с А. И. Шретером).

(+)-5-(3′-метил-2′,3′-диокси)бутоксипсорален, природный компонент дудника Гмелина *Angelica gmelinii* // Журн. общ. хим. Т. 34. С. 1353—1354. (Совместно с Г. К. Никоновым и Р. К. Веремей).

1965. Химическое изучение *Angelica sachalinensis* Maxim. // Химия прир. соед. № 1. С. 73—75. (Совместно с Г. К. Никоновым).

О номенклатуре, распространении и запасах сырья диоскореи Советского Дальнего Востока // Раст. ресурсы. Т. 1. Вып. 3. С. 390—397. (Совместно с А. И. Шретером и В. Д. Васильевой).

О сезонной динамике содержания кумаринов в подземных органах некоторых дальневосточных видов *Angelica* L. // Там же. С. 373—375.

К вопросу о противоопухолевой активности природных кумаринов // Там же. 4. С. 507—511. (Совместно с А. Л. Цейтлин и др.).

Предварительная оценка растений семейства сложноцветных на содержание сесквитерпеновых лактонов // Фармация. № 5. С. 37—41. (Совместно с К. С. Рыбалко и др.).

О видах секции *Coelopleurum* (Ledeb.) M. Pimen. рода *Angelica* // Новости сист. высш. раст. 1965. С. 195—206.

Angelica anomala Ave-Lall. на Дальнем Востоке // Там же. С. 207—209.

Новые и критические для Сахалина виды растений с полуострова Шмидта // Бот. журн. Т. 50. № 12. С. 1733—1734.

Обследование дальневосточных видов порядка *Umbelliflorae* на содержание кумаринов // Тр. БИН АН СССР. Сер. 5. Т. 12. С. 71—75.

1966. Предварительные итоги поисков сапонинсодержащих растений во флоре СССР // Раст. ресурсы. Т. 2. Вып. 1. С. 3—13. (Совместно с А. И. Шретером и др.).

Хемосистематические изучение дальневосточных видов рода *Angelica* L. // Там же. С. 505—513. (Совместно с Г. К. Никоновым и Е. Б. Зориным).

Химическое изучение *Saussurea pulchella* Fisch. // Фармация. № 2. С. 36—37. (Совместно с Н. В. Агафоновой и др.)

Флористические новинки из Южного Приморья // Бюл. ГБС. Вып. 63. С. 78—79. (Совместно с А. П. Хохряковым и Р. Е. Пименовой).

Химическое изучение *Peucedanum litorale* // Хим. прир. соед. № 4. С. 285—287. (Совместно с Г. К. Никоновым и М. Е. Перельсоном).

1967. Хемосистематика, ее проблемы и практическое значение.1 // Раст. ресурсы. Т. 3. Вып. 1. С. 3—16.(Совместно с Ал. А. Федоровым).

Кумарины корней *Angelica anomala* Ave-Lallem. // Там же. С. 71—73. (Совместно с Е. Б. Зориным и Г. К. Никоновым).

О кумаринах *Peucedanum deltoideum* Makino ex Yabe // Там же. Вып. 2. С. 248—250. (Совместно с Г. К. Никоновым).

Числа хромосом дальневосточных видов *Angelica* L. // Бот. журн. Т. 52. № 3. С. 356—359. (Совместно с С. А. Ярыгиной).

Новый вид *Angelica* из Закавказья // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 72. Вып. 3. С. 48—52.

К поискам физиологически активных веществ во флоре Забайкалья // Вопр. фармакогн. Т. 4. С. 109—119. (Совместно с К. Ф. Блиновой и Р. Е. Пименовой).

1968. Систематическая группировка видов *Angelica* L. СССР по коэффициентам сходства // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 73. Вып. 1. С. 124—139.

Кумарины корней *Angelica amurensis* Schischk. // Раст. ресурсы. Т. 4. Вып. 1. С. 50—53. (Совместно с Е. Б. Зориным и Г. К. Никоновым).

Кумарины *Agasyllis latifolia* (Bieb.) Boiss. // Там же. Вып. 3. С. 330—334. (Совместно с В. В. Вандышевым и Г. К. Никоновым).

Phlojodicarpus Turcz. и *Libanotis* L. как источники получения кумаринов со спазмолитической активностью // Там же. С. 486—491. (Совместно с Г. К. Никоновым и Ф. В. Бабилевым).

Пеуцеданин из корней *Peucedanum luxurians* // Хим. прир. соед. № 1. С. 48—49. (Совместно с Г. К. Никоновым).

О строении плода и систематическом положении дальневосточного вида *Ligusticum purpureopetalum* Kom. // Биол. науки. № 5. С. 97—104. (Совместно с В. Н. Тихомировым).

Анализ распространения видов рода *Angelica* L., встречающихся на советском Дальнем Востоке // Бот. журн. Т. 53. № 7. С. 932—946.

Определение запасов сырья крестовника на Аджаро-Имеретинском хребте // Фармация. № 5. С. 40—43. (Совместно с А. И. Шретером и Л. Н. Зайко).

Особенности возобновления дальневосточных видов рода *Angelica* L. // Тр. БИН АН СССР. Сер. 5. Т. 15. С. 123—128.

Ресурсы важнейших лекарственных растений советского Дальнего Востока // Ресурсы дикорастущих лекарственных растений СССР. Л.: Наука. С. 66—79. (Совместно с А. И. Шретером).

Заметка об *Angelica grosseserrata* Maxim. // Новости сист. высш. раст. С. 166—170.

1969. Внутривидовая химическая дифференциация *Senecio rhombifolius* (Willd.) Sch. Bip. в Закавказье // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 74. Вып. 4. С. 97—108. (Совместно с Л. Д. Яхонтовой и др.).

Лактоны плодов *Angelica ursina* // Хим. прир. соед. № 5. С. 318—319. (Совместно с Г. К. Никоновым).

Кумарины корней *Angelica adzharica* // Там же. С. 434—435. (Совместно с В. В. Вандышевым и Г. К. Никоновым).

Кумарины корней *Angelica saxatilis* // Там же. С. 436. (Совместно с Л. Г. Авраменко и Г. К. Никоновым).

Кумарины плодов *Angelica decursiva* (Miq.) Franch. et Savat. // Там же. № 6. С. 593. (Совместно с Л. Г. Авраменко и Г. К. Никоновым).

Морфолого-анатомическое изучение подземных органов вздутоплодника сибирского // Фармация. № 3. С. 35—42. (Совместно с Е. Я. Ладыгиной).

Исследование зонтичных Закавказья и Крыма на наличие кумаринов // Лекарственные растения. М. Т. 15. С. 126—139. (Совместно с В. В. Вандышевым и Г. К. Никоновым).

Оксикумарины рода *Daphne* L. // Там же. С. 140—146. (Совместно с Л. И. Кошелевой и Г. К. Никоновым).

1970. Хемосистематика, ее проблемы и практическое значение. 2 // Раст. ресурсы. Т. 6. Вып. 1. С. 17—29. (Совместно с Ал. А. Федоровым).

Кумарины *Angelica pachyptera* Lallem., *A. genuflexa* Nutt. и *A. gmelinii* (DC.) M. Pimen. и некоторые вопросы биогенеза природных кумаринов // Там же. Вып. 2. С. 177—186. (Совместно с Г. К. Никоновым и др.).

О достоверности учета запасов лекарственных растений // Там же. С. 272—280. (Совместно с Р. Е. Пименовой и Ю. А. Стефановичем).

Анделин — новый дигидропиранокумарин из корней *Angelica decursiva* // Хим. прир. соед. № 2. С. 190—194. (Совместно с Л. Г. Авраменко и Г. К. Никоновым).

Хризосплин — новый флавоноид *Chrysosplenium pseudo-fauriei* // Там же. С. 268—269. (Совместно с Л. Н. Софронич и Г. К. Никоновым).

Компоненты корней *Xanthogalum sachokianum* // Там же. № 4. С. 468—469. (Совместно с А. И. Соколовой).

Химическое изучение *Seseli tenuisectum* // Там же. № 6. С. 759—760. (Совместно с А. И. Соколовой).

Анатомическое строение черешка видов рода *Angelica* L. и возможности его использования в систематике рода // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 75. Вып. 3. С. 66—76.

1971. Две химические формы *Libanotis condensata* (L.) Crantz. // Раст. ресурсы. Т. 7. Вып. 2. С. 266—271. (Совместно с В. В. Вандышевым и Г. К. Никоновым).

Эдультин из *Libanotis seseloides* // Хим. прир. соед. № 6. С. 116—117. (Совместно с А. А. Савиной и В. В. Вандышевым).

Перечень растений — источников кумариновых соединений. Л.: Наука. 200 с.

О родовой принадлежности *Senecio rhombifolius* (Willd.) Sch. Bip. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 76. Вып. 4. С. 84—92.

1972. Кумарины корней *Cachrys pubescens* // Хим. прир. соед. № 2. С. 388. (Совместно с Н. С. Игнатьевой и В. В. Вандышевым).

Химическое изучение корней *Seseli unicaule* // Там же. С. 688. (Совместно с А. А. Савиной и В. В. Вандышевым).

О сесквитерпеновых лактонах *Ferula olgae* // Там же. С. 651—652. (Совместно с О. А. Коноваловой и др.).

Конферол — новый кумарин из корней *Ferula conocaula* и *F. moschata* // Там же. С. 670—671. (Совместно с В. В. Вандышевым и др.).

Конферон — новый терпеноидный кумарин из плодов *Ferula conocaula* // Там же. С. 669—670. (Совместно с В. В. Вандышевым и др.).

Seseli sessiliflorum Schrenk — новый источник кумаринов и хромонов // Раст. ресурсы. Т. 8. Вып. 2. С. 361—367. (Совместно с А. А. Савиной).

К вопросу о биологической активности фенольных и некоторых других соединений, содержащихся в различных видах рода *Haplophyllum* // Тр. БИН АН СССР. Сер. 5. Т. 6. С. 3—6. (Совместно с А. Л. Цейтлин и др.).

Новый вид *Angelica* L. из Центрального Тянь-Шаня // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 77. Вып. 5. С. 85—93.

1973. Строение подземных органов *Libanotis condensata* (L.) Crantz, локализация и накопление в них кумаринов // Фармация. № 2. С. 31—36. (Совместно с Л. И. Сдобниной).

Строение пилоплеврина — нового хромона из корней *Pilopleura kosopoljanskyi* // Хим. прир. соед. № 1. С. 18—20. (Совместно с Л. Г. Авраменко и др.).

О сесквитерпеновых лактонах *Talassia transiliensis* (Herd.) Korov. // Там же. С. 122—123. (Совместно с О. А. Коноваловой и К. С. Рыбалко).

Миристицин из *Ferula equisetacea* // Там же. № 2. С. 275. (Совместно с В. Н. Борисовым и др.).

Мосхатол — новый терпеноидный кумарин из корней *Ferula moschata* // Там же. № 3. С. 428. (Совместно с Ю. Е. Скляром и М. Е. Перельсоном).

О структуре гальбановой кислоты // Там же. С. 429—430. (Совместно с В. Н. Борисовым и др.).

Чимгин из *Ferula lapidosa* // Там же. С. 674—675. (Совместно с В. Н. Борисовым и др.).

Келлерин — новый кумарин из корней *Ferula kelleri* // Там же. № 6. С. 795—798. (Совместно с В. Б. Андриановой и др.).

О некоторых новых и редких растениях флоры Приамурья // Бюл. ГБС. Вып. 88. С. 52—53. (Совместно с Р. Е. Пименовой).

О систематическом положении *Pachypleurum mucronatum* (Schrenk) Schischk. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 78. Вып. 4. С. 132—140. (Совместно с Л. И. Сдобниной).

О некоторых видах *Libanotis* (Hall.) Zinn, описанных из Казахстана // Бот. журн. Т. 58. С. 1485—1492. (Совместно с Л. И. Сдобниной).

1974. О некоторых видах *Seseli* L., распространенных в горах, окружающих Ферганскую долину // Новости сист. высш. раст. Т. 11. С. 241—247.

Mediasia M. Pimen. — новый род семейства *Umbelliferae* // Там же. С. 247—256.

Sajania M. Pimen. — новый род семейства *Umbelliferae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 79. Вып. 3. С. 109—115.

Два новых вида *Seseli* из Тянь-Шаня // Бот. журн. Т. 59. № 3. С. 371—374.

Перспективы выявления растений, содержащих сесквитерпеновые лактоны. Изучение растений сем. *Umbelliferae* // Раст. ресурсы. Т. 10. Вып. 1. С. 27—42. (Совместно с О. А. Коноваловой и К. С. Рыбалко).

Систематическое положение родов *Ammi* L. и *Visnaga* Mill. // Там же. С. 216—219. (Совместно с О. В. Погореловой).

Кумарины корней *Seseli iliense* // Хим. прир. соед. № 3. С. 308—313. (Совместно с Л. И. Духовлиновой и др.).

Кумарины *Haplophyllum dzhungaricum* и *H. multicaule* // Там же. С. 401. (Совместно с Л. И. Тихомировой и Г. А. Кузнецовой).

Кумарины корней *Cryptodiscus didymus* // Там же. № 4. С. 515—516. (Совместно с Н. С. Игнатьевой и В. В. Вандышевым).

Кумарины *Ferula tuberifera* // Там же. С. 515. (Совместно с В. Р. Борисовым и др.).

Кумарины *Seseli asperulum* // Там же. № 6. С. 784—786. (Совместно с Л. И. Духовлиновой и Ю. Е. Скляром).

Кумарины корней *Seseli coronatum* // Там же. С. 782—784. (Совместно с Л. И. Духовлиновой и Ю. Е. Скляром).

Новый вид ферулы из подрода *Narthex* (Falc.) Drude // Бюл. ГБС. Вып. 74. С. 54—58.

Карты ареалов и комментарии к ним для 8 видов // Эндемичные высокогорные растения северной Азии. Л.: Наука.

1975. Хемосистематическое изучение некоторых видов ферул подрода *Narthex* (Falc.) Drude // Раст. ресурсы. Т. 11. Вып. 1. С. 66—72. (Совместно с М. Д. Мороз и др.).

Внутривидовая химическая изменчивость *Adenostyles rhombifolia* (Willd.) M. Pimen. на Северной Кавказе // Там же. С. 72—77. (Совместно с Л. Д. Яхонтовой и др.).

Распространение видов *Seseli* L. из секций *Condensata*, *Pseudolibanotis* и *Libanotis* // Там же. Вып. 4. С. 503—511. (Совместно с Л. И. Сдобниной).

Строение плодов некоторых видов ферул подрода *Narthex* (Falc.) Drude в связи с их таксономией // Биол. науки. № 6. С. 54—59. (Совместно с М. Д. Мороз и Е. Я. Ладыгиной).

Ревизия рода *Pachypleurum* Ledeb. и описание нового рода *Dimorphosciadium* (*Umbelliferae—Apioideae*) из Средней Азии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 80. Вып. 3. С. 76—84.

Sphaenolobium M. Pimen. — новый род зонтичных из Средней Азии // Новости сист. высш. раст. Т. 12. С. 238—245.

К систематике рода *Seseli* L. I. Ревизия рода *Libanotis* Hill (*Umbelliferae*) // Бот. журн. Т. 60. № 8. С. 1108—1122. (Совместно с Л. И. Сдобниной).

Особенности анатомического строения черешка листа у видов *Seseli* L. и их таксономическое значение // Там же. № 10. С. 1479—1490. (Совместно с Л. И. Сдобниной).

Кумарины корней *Platytaenia dasycarpa* // Хим. прир. соед. № 3. С. 419—420. (Совместно с Г. А. Жуковым и А. П. Прокопенко).

Кумарины корней *Ferula foetidissima* // Там же. С. 420—421. (Совместно с В. В. Вандышевым и Ю. Е. Скляром).

Кумарины *Peucedanum baicalense* // Там же. С. 421—422. (Совместно с Л. Г. Авраменко и Ю. Е. Скляром).

Кумарины корней *Ferulago turcomanica* // Там же. № 4. С. 514. (Совместно с В. Б. Андриановой и Ю. Е. Скляром).

Кумарины корней *Seseli abolinii*, *S. korovinii* и *S. giganteum* // Там же. С. 512. (Совместно с Л. И. Духовлиновой и др.).

Кумарины корней *Seseli incanum* // Там же. С. 512—513. (Совместно с В. В. Вандышевым и др.).

Изучение различных видов марен и подмаренников на содержание производных антрацена // Сб. научных работ ВИЛР. Т. 8. С. 118—123. (Совместно с В. А. Стихиным и др.).

Химический состав корней дудника тройчатого // Там же. С. 168—169. (Совместно с А. И. Соколовой).

1976. Запас сырья диоскореи ниппонской в Приамурье // Раст. ресурсы. Т. 12. Вып. 2. С. 189—196. (Совместно с М. Е. Пименовой и Ю. А. Стефановичем).

Два новых вида рода *Ferula* L. из Киргизии // Бот. журн. Т. 62. № 9. С. 1230—1231.

Новый вид *Ferula* из Копетдага // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 81. Вып. 2. С. 143—146. (Совместно с Ю. В. Барановой).

Ревизия рода *Aulacospermum* Ledeb. (*Umbelliferae—Apioideae*). 1. Границы и система рода // Там же. С. 75—89. (Совместно с Е. В. Клюйковым и В. Н. Тихомировым).

Ревизия рода *Aulacospermum* Ledeb. (*Umbelliferae* — *Apioideae*). II. Обзор видов // Там же. Вып. 5. С. 61—68. (Совместно с Е. В. Клюйковым и В. Н. Тихомировым).

Elaeosticta Fenzl — род семейства *Umbelliferae*, самостоятельный по отношению к *Scaligeria* DC. // Там же. Вып. 6. С. 83—94. (Совместно с Е. В. Клюйковым и В. Н. Тихомировым).

Роды *Zosima* Hoffm. и *Pilopleura* Schischk. в горах Средней Азии и Казахстана // Бюл. ГБС. Вып. 101. С. 44—51.

Алкалоиды *Adenostyles alliariae* // Хим. прир. соед. № 1. С. 122—123. (Совместно с Л. Д. Яхонтовой).

Фурокумарины *Komarovia anisosperma* // Там же. № 2. С. 166—169. (Совместно с А. И. Соколовой и Ю. Е. Скляром).

Кумарины корней *Prangos quasiperforata* // Там же. № 3. С. 386—387. (Совместно с Л. И. Шаговой и Г. А. Кузнецовой).

Фенольные соединения *Rhodiola viridula* и *R. heterodonta* // Там же. № 4. С. 539—540. (Совместно с Е. А. Красновым и В. С. Боковой).

Новые терпеноидные кумарины из *Ferula tadshikorum* // Там же. № 5. С. 593—599. (Совместно с М. Е. Перельсоном и др.).

Сложные эфиры корней *Ferula dzhisakensis* // Там же. С. 665. (Совместно с В. Н. Борисовым и др.).

Гвайол и оксиароматические кислоты *Ferula ferulaeoides* // Там же. С. 666—667. (Совместно с В. Н. Борисовым и др.).

Кумарины *Seseli dichotomum*, *S. ponticum* и *S. petraeum* // Там же. № 6. С. 810. (Совместно с Л. И. Духовлиновой и др.).

Кумарины *Seseli talassicum* // Там же. С. 810. (Совместно с Л. И. Духовлиновой и Ю. Е. Скляром).

1977. *Bunium capillifolium* Kar. et Kir.: таксономия, география и экология // Биол. науки. № 10. С. 137—143. (Совместно с Е. В. Клюйковым и В. Н. Тихомировым).

Карты распространения и комментарии к ним для некоторых лекарственных растений СССР // Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М.

Распространение некоторых биологически активных соединений в роде *Ferula* L. // Раст. ресурсы. Т. 13. Вып. 2. С. 276—291. (Совместно с В. Н. Борисовым и А. И. Баньковским).

Кумарины некоторых видов рода *Seseli* // Там же. Вып. 4. С. 647—650. (Совместно с Л. И. Духовлиновой и др.).

Кумарины корней *Heracleum carpaticum*, *H. ligusticifolium* и *Symphyoloma graveolens* // Хим. прир. соед. № 1. С. 110—111. (Совместно с Н. Ф. Комиссаренко).

Ксантоновые гликозиды *Hedysarum denticulatum* // Там же. № 2. С. 288. (Совместно с О. А. Денисовой и др.).

Ферукрин — новый терпеноидный кумарин из ферулы Крылова // Там же. № 3. С. 78—80. (Совместно с М. Е. Перельсоном и др.).

Vicatia DC. — новый для флоры СССР род семейства *Umbelliferae* // Бот. журн. Т. 62. № 9. С. 1321—1326.

Кумарины корней *Seseli eriocephalum* // Хим.-фарм. журн. № 8. С. 53—54. (Совместно с А. И. Соколовой и Ю. Е. Скляром).

Новые виды и комбинации в роде *Seseli* L. (*Umbelliferae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 81. Вып. 3. С. 138—142.

Числа хромосом некоторых видов рода *Seseli* L. // Биол. науки. № 1. С. 80—95. (Совместно с Т. А. Ретиной и Л. И. Сдобниной).

Числа хромосом видов семейства *Umbelliferae* Средней Азии // Там же. № 7. С. 90—95. (Совместно с Т. А. Ретиной).

Revision taxonomique des Ombellifères de la flore de l'URSS. resultats et problemes // Symp. Intern. «Ombellifères». Perpignan. 1977. (With [Con] V. N. Tikhomirov).

Новый вид *Ferula* L. из южного Казахстана // Бюл. ГБС. Вып. 106. С. 43—45. (Совместно с Ю. В. Барановой).

1978. Применение компьютера при изучении запасов сырья // Раст. ресурсы. Т. 14. Вып. 1. С. 137—144. (Совместно с М. Е. Пименовой и др.).

Терпеноидные кумарины из *Ferula teterima* // Хим.-фарм. журн. № 1. С. 134—135. (Совместно с А. И. Соколовой и Ю. Е. Скляром).

Заметка об одном малоизвестном виде *Umbelliferae* из гор Нуратау (Западный Памиро-Алай) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 83. Вып. 4. С. 150—151.

Ботанико-географический анализ рода *Elaeosticta* Fenzl (*Umbelliferae*) // Там же. С. 100—116. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

Дополнения и уточнения к систематике рода *Elaeosticta* Fenzl и близких таксонов (*Umbelliferae—Apioideae*) // Там же. Вып. 6. С. 100—107. (Совместно с Е. В. Клюйковым и В. Н. Тихомировым).

К систематике рода *Seseli* L. II. Конспект видов флоры СССР // Новости сист. высш. раст. Т. 15. С. 188—200.

Новый вид рода *Elaeosticta* из Таджикистана // Там же. С. 200—202. (Совместно с Р. В. Камелиным).

Род *Parasilaus* Leute (*Apiaceae*) в южном Таджикистане // Бюл. ГБС. Вып. 109. С. 30—33.

Исследование кариотипов некоторых видов рода *Ferula* (*Apiaceae*) // Бот. журн. Т. 63. № 8. С. 1212—1217. (Совместно с В. Д. Турковым и др.).

Siella M. Pimen. — новое название широко известного рода *Umbelliferae* // Там же. С. 1744—1746.

Классификация видов рода *Ferula* (*Umbelliferae*) с помощью метода иерархического кластер-анализа // Проблемы кибернетики. М. Т. 47. С. 98—113. (Совместно с А.Т. Терехиным и др.).

Изменчивость в европейской части СССР и таксономия *Ferulago galbanifera* (Miller) Koch // Биол. науки. № 10. С. 84—90. (Совместно с Л. П. Томкович).

Терпеноидные кумарины *Ferula linczevskyi* // Хим. прир. соед. № 3. С. 396—397. (Совместно с А. А. Савиной и Ю. Е. Скляром).

Изучение лактонов *Ferula malacophylla* // Там же. С. 445—448. (Совместно с В. Ю. Багировым и др.).

Хемосистематический анализ рода *Seseli* L. (*Apiaceae*) // Раст. ресурсы. Т. 14. Вып. 3. С. 427—446. (Совместно с Л. И. Духовлиновой и Ю. Е.Скляром).

Les Ombellifères d'Asie Moyenne // Actes 2-me Symp. Int. Ombellif., Perpignan. P. 33—45.

1979. Конспект видов секции *Palaeonarthex* Korov. рода *Ferula* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 84. Вып. 3. С. 82—92. (Совместно с Ю. В. Барановой).

Обзор видов секции *Euryangium* (Kauffm.) M. Pimen. рода *Ferula* L. // Там же. Вып. 5. С. 106—111.

Дополнения к роду *Paulia* Korov. (*Umbelliferae*) // Вестн. МГУ. Сер. биол. № 1. С. 13—19. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

Lectotypification of the genus *Ferulago* Koch (*Umbelliferae*) // Taxon. Vol. 28. N 4. P. 409—411. (With L. P. Tomkovich).

Новый вид рода *Elaeosticta* Fenzl (*Umbelliferae*) // Бот. журн. Т. 64. № 9. С. 1312—1313. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

Хемосистематический прогноз в ресурсоведении // Раст. ресурсы. Т. 15. Вып. 4. С. 481—492. (Совместно с А. Т. Терехиным и Г. Н. Девятковой).

Типификация родов сем. *Umbelliferae* флоры СССР // Новости сист. высш. раст. Т. 16. С. 154—164. (Совместно с В. Н. Тихомировым).

Гомологии в ДНК зонтичных подсемейства *Apioideae* // Доклады АН СССР. Т. 245. № 4. С. 1021—1024. (Совместно с К. М. Вальехо-Роман и А. С. Антоновым).

Фегволид — новый лактон из корней *Ferula gigantea* // Хим. прир. соед. № 1. С. 733. (Совместно с А. А. Савиной и др.).

Терпеноидные кумарины *Ferula krylovii* // Там же. С. 227—228. (Совместно с Н. В. Веселовской и др.).

Терпенодные кумарины *Ferula violacea* и *F. eugenii* // Там же. № 4. С. 573—574. (Совместно с И. А. Кирьяновой и др.).

Лактоны *Ferula gigantea* // Там же. С. 490—495. (Совместно с А. А. Савиной и др.).

Терпеноидные кумарины *Ferula iliensis* // Там же. С. 574—575. (Совместно с Н. В. Веселовской и др.).

Секролин — новый дигидрокумарин из *Seseli mucronatum* // Там же. № 5. С. 721—722. (Совместно с Л. И. Духовлиновой и др.).

Фекрол — новый терпеноидный кумарин из *Ferula krylovii* // Там же. № 6. С. 851. (Совместно с Н. В. Веселовской и др.).

О сесквитерпеновых лактонах *Saussurea amara* // Там же. С. 865. (Совместно с О. А. Коноваловой и К. С. Рыбалко).

1980. Карпология *Soranthus*, *Ladyginia*, *Eriosynaphe* и *Schumannia* в связи с вопросом о таксономических границах рода *Ferula* (*Apiaceae*) // Бот. журн. Т. 65. № 12. С. 1756—1766. (Совместно с Н. А. Кириллиной).

Notes on *Muretia* and *Stefanoffia* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. Vol. 38. N 2. P. 267—272. (With E. V. Kljuykov).

О *Ferula orientalis* и двух новых близких к ней видах // Бюл. ГБС. Вып. 117. С. 26—31.

Стереоизомеры фарнезиферола А в корнях *Ferula linczevskyi* // Хим. прир. соед. № 1. С. 121—122. (Совместно с А. А. Савиной и Ю. Е. Скляром).

Сложные эфиры *Ferula leucographa* // Там же. С. 422. (Совместно с В. Ю. Багировым и др.).

Кумарины *Seseli saxicolum* // Там же. № 5. С. 715. (Совместно с А. И. Соколовой и Ю. Е. Скляром).

Сесквитерпеновые лактоны *Ferula varia* // Там же. № 6. С. 843—844. (Совместно с В. Ю. Багировым и др.).

Сложные эфиры из *Ferula stylosa* // Там же. С. 789—791. (Совместно с В. Ю. Багировым и др.).

Кумарины *Phlojodicarpus turczaninovii* // Там же. С. 828—829. (Совместно с Н. В. Веселовской и др.).

Кумарины корней *Seseli seravschanicum* // Там же. С. 832—833. (Совместно с Л. И. Духовлиновой и Ю. Е. Скляром).

Запасы сырья диоскореи ниппонский в некоторых районах Приморья // Ресурсы некоторых видов дикорастущих лекарственных растений. М. Вып. 3. С. 32—38. (Совместно с Ю. А. Стефановичем и др.).

Интегральный индекс для сравнения кариотипов // Доклады АН СССР. Т. 254. № 1. С. 254—256. (Совместно с Н. Н. Жигаревой и др.).

1981. Хромосомные числа некоторых зонтичных (*Umbelliferae*) Кавказа и юга европейской части СССР // Биол. науки. № 3. С. 60—65. (Совместно с М. Г. Васильевой и Т. А. Ретиной).

Разграничение родов геофильных зонтичных Средней Азии с помощью методов многомерной статистики // Бот. журн. Т. 66. № 3. С. 328—340. (Совместно с А. Т. Терехиным и др.).

Материалы к систематике *Korshinskya*, *Physospermum*, *Astomatopsis* и близких родов *Umbelliferae—Smyrnieae* s.str. // Там же. № 4. С. 465—482. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

Tamamschjania — новый род *Umbelliferae* флоры Кавказа и Передней Азии // Там же. № 10. С. 1489—1492. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

Zosima korovinii — вид с наименьшим числом хромосом в семействе зонтичных // Там же. № 11. С. 1626—1628. (Совместно с Т. А. Ретиной).

Une nouvelle espèce du genre Ferulago Koch (*Umbelliferae*) de S. E. Turquie et N. W. Iran // Candollea. T. 36. N 2. P. 505—512. (With [Con] L. P. Tomkovich).

Распространение и экологические особенности видов рода *Ferulago* Koch (*Umbelliferae*) в СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 86. Вып. 1. С. 61—69. (Совместно с Л. П. Томкович).

Анализ внутривидовой химической и морфологической изменчивости *Adenostyles rhombifolia* (Willd.) M. Pimen. методами многомерного информационного анализа и автоматической группировки // Раст. ресурсы. Т. 17. Вып. 1. С. 24—36. (Совместно с Р. М. Малкиной и А. Я. Гаммерманом).

Apiaceae Lindl. (*Umbelliferae* Juss., *Hydrocotylaceae* Hyl.) // С. К. Черепанов. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука. С. 13—33. (Совместно с В. Н. Тихомировым).

Кумарины корней *Platytaenia pimpinelloides* // Хим. прир. соед. № 4. С. 517—518. (Совместно с Г. А. Жуковым).

1982. Числа хромосом видов семейства *Umbelliferae* Средней Азии. II // Биол. науки. № 12. С. 58—62. (Совместно с М. Г. Васильевой и др.).

Анатомия черешков как источник таксономической информации в группе *Ligusticeae* (*Umbelliferae—Apioideae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 87. Вып. 1. С. 89—111. (Совместно с Т. В. Лавровой и В. Н. Тихомировым).

Два новых рода *Umbelliferae* из группы *Ligusticeae* // Там же. С. 111—117.

Структура черешков кавказских видов семейства *Umbelliferae* // Там же. Вып. 3. С. 57—75. (Совместно с Т. А. Остроумовой и Л. П. Томкович).

Fergania M. Pimen. — новый род семейства зонтичных (*Apiaceae*) // Новости сист. высш. раст. Т. 19. С. 119—122.

Критический анализ родов *Hyalolaena* и *Hymenolyma* и близких к ним таксонов *Umbelliferae—Apioideae* // Бот. журн. Т. 67. № 7. С. 873—889. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

Кариосистематическое изучение рода *Ferula* L. (*Umbelliferae*) // Там же. № 9. С. 1228—1237. (Совместно с Н. М. Соловьевой и др.).

Chemosystematics of section *Palaeonarthex* of the genus *Ferula* // Biochem. Syst. Ecol. Vol. 10. N 2. P. 133—138. (With Yu. E. Sklyar et al.).

Строение плодов у представителей рода *Ferulago* и его таксономическое значение// Бюл. ГБС. Вып. 124. С. 79—91. (Совместно с Л. П. Томкович).

Особенности строения черешков у видов *Ferulago* (*Umbelliferae*) и их таксономическое значение // Там же. Вып. 126. С. 45—50. (Совместно с Л. П. Томкович).

Cervaria aegopodioides (Boiss.) M. Pimen. — новый для флоры СССР вид *Umbelliferae* // Вестн. МГУ. Сер. биол. № 4. С. 35—38.

Терпеноидные кумарины *Ferula aitchisonii* // Хим. прир. соед. № 3. С. 397—398. (Совместно с Н. В. Веселовской и Ю. Е. Скляром).

Фурокумарины *Ferula mogoltavica* // Там же. № 4. С. 517—518. (Совместно с И. А. Кирьяновой и Ю. Е. Скляром).

Кумарины корней *Ferulago sylvatica* // Там же. С. 518. (Совместно с Ю. Е. Скляром и В. Б. Андриановой).

Терпеноидные кумарины *Ferula foetidissima* и *F. inciso-serrata* // Там же. С. 519. (Совместно с И. А. Кирьяновой и др.).

Кумарины *Zosima korovinii* // Там же. № 6. С. 779—780. (Совместно с Ю. Е. Скляром и др.).

Терпеноидные кумарины *Ferula kokanica* // Там же. С. 776—779. (Совместно с Ю. Е. Скляром и Л. Б. Дрожжиной).

1983. Запасы сырья *Ferula foetidissima* Regel et Schmalh. в бассейне реки Зеравшан (Таджикистан) // Раст. ресурсы. Т. 19. Вып. 1. С. 35—42. (Совместно с Ю. В. Барановой и др.).

Среднеазиатские виды рода *Bupleurum* L. (*Umbelliferae — Apioideae*). I // Там же. С. 105—117. (Совместно с Л. И. Сдобниной).

Описание и анализ строения плодов зонтичных трибы *Ligusticeae* // Там же. Вып. 2. С. 107—122. (Совместно с Т. В. Лавровой и В. Н. Тихомировым).

Среднеазиатские виды рода *Bupleurum* L. (*Umbelliferae — Apioideae*). II // Там же. Вып. 5. С. 82—94. (Совместно с Л. И. Сдобниной).

Два новых вида *Aulacospermum* Ledeb. (*Umbelliferae*) с Алайского хребта // Там же. Вып. 6. С. 88—91. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

Род *Aegopodium* L. в Средней Азии // Биол. науки. № 8. С. 66—69.

Секция *Glaucoselinum* (Schischk.) M. Pimen. рода *Ferula* L. (*Umbelliferae*) // Там же. № 12. С. 74—79.

Cnidiocarpa — новый род семейства *Umbelliferae* // Бот. журн. Т. 68. № 1. С. 86—89.

Карпоанатомические особенности видов рода *Ferula* подрода *Peucedanoides* (*Apiaceae*) в связи с систематикой рода // Там же. № 6. С. 730—739. (Совместно с Л. К. Сафиной).

Новый вид рода *Hyalolaena* (*Umbelliferae—Apioideae*) из Бадахшана // Там же. № 10. С. 1414—1416. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

Два новых вида *Umbelliferae—Ligusticeae* с Алайского хребта // Там же. № 11. С. 1562—1566. (Совместно с Е. В. Клюйковым и Т. В. Лавровой).

The taxonomic problems in the genera *Prangos* Lindl., *Cachrys* L., *Cryptodiscus* Schrenk and *Hippomarathrum* Hoffmgg. et Link // Feddes Repert. Bd 94. Hf 3—4. S. 145—164. (With V. N. Tikhomirov).

Два новых вида рода *Galagania* (*Apiaceae*) из Средней Азии // Новости сист. высш. раст. Т. 20. С. 155—161. (Совместно с М. Г. Васильевой и Е. В. Клюйковым).

Apiaceae. BC. IOPB Chromosome Number Reports. LXXXI // Taxon. N 4. P. 663—669. (With M. G. Vasilyeva).

Зонтичные (*Umbelliferae—Apiaceae*) Средней Азии и Казахстана. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.

Кумарины плодов *Angelica tatianae* // Хим. прир. соед. № 5. С. 644. (Совместно с Е. Б. Зориным и др.).

Кумарины плодов *Angelica komarovii* // Там же. С. 645. (Совместно с Е. Б. Зориным).

Зонтичные — *Umbelliferae* // Определитель растений Средней Азии. Ташкент: ФАН. Т. 7. С. 167—322.

1984. Ферулы Казахстана. Алма-Ата: Наука. 200 с. (Совместно с Л. К. Сафиной).

Зонтичные — *Umbelliferae* // Флора Таджикской ССР. Т. 7. С. 7—214. (Совместно с Е. П. Коровиным и Г. К. Кинзикаевой).

Флавоноиды видов рода *Peucedanum* s. l. и их таксономическое значение // Раст. ресурсы. Т. 20. Вып. 4. С. 481—490. (Совместно с А. Г. Валуцкой).

Кумарины корней *Angelica komarovii* // Хим. прир. соед. № 3. С. 388. (Совместно с Е. Б. Зориным и др.).

Кумарины плодов *Angelica cincta* // Там же. № 4. С. 520—521. (Совместно с Е. Б. Зориным и В. В. Вандышевым).

Кумарины корней *Angelica tschimganica* // Там же. С. 521. (Совместно с Е. Б. Зориным и В. В. Вандышевым).

Кариотипы некоторых эндемичных таксонов *Umbelliferae* Средней Азии // Биол. науки. № 3. С. 666—674. (Совместно с М. Г. Васильевой и др.).

Нодальная анатомия как таксономический признак в семействе *Umbelliferae* // Бот. журн. Т. 69. № 3. С. 283—294. (Совместно с Л. И. Сдобниной).

Apiaceae. In: IOPB Chromosome Number Reports. LXXXI // Taxon. N 4. P. 663—669. (With M. G. Vasilyeva).

1985. Karyotaxonomic analysis of the genus *Bunium* (*Umbelliferae*) // Pl. Syst. Evol. Vol. 149. P. 71—88. (With M. G. Vasilyeva and E. V. Kljuykov).

Transcaucasia Hiroe, a supposedly new genus but clearly an *Astrantia* (*Umbelliferae*) // Taxon. Vol. 34. N 2. P. 274.

Magadania — новый род семейства *Umbelliferae*, эндемичный для северо-восточной Азии // Бот. журн. Т. 70. № 4. С. 528—532. (Совместно с Т. В. Лавровой).

Строение плодов и таксономическое положение *Peucedanum salinum* Pall. ex Spreng. (*Umbelliferae*) // Там же. № 11. С. 1492—1494.

Conioselinum jeholense (Nakai et Kitagawa) M. Pimen. — новый для флоры СССР вид *Umbelliferae* // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биол. № 3. С. 68—71.

Два новых вида *Bunium* L. из Ирана и Афганистана // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 90. Вып. 1. С. 82—84. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

Новые таксоны зонтичных из Копетдага // Там же. Вып. 4. С. 131—134. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

Зонтичные СССР в кривом зеркале монографии Хиро // Там же. С. 142—145.

Nomenclature of suprageneric taxa in *Umbelliferae* (*Apiaceae*) // Taxon. Vol. 34. N 3. P. 493—501. (With L. Constance).

Новый для флоры СССР род *Streptolirion* (*Commelinaceae*) // Бот. журн. Т. 70. № 3. С. 398—400. (Совместно с Р. И. Коркишко и Е. В. Клюйковым).

Karyotaxonomic study of some species of *Peucedanum* (*Umbelliferae*) // Plant Syst. Evol. Vol. 151. P. 89—101. (With N. M. Solovyeva et al.).

1986. Зонтичные — *Umbelliferae* // Красная книга СССР. Изд. 2. Т. 2. С. 32—58.

Зонтичные Алайского хребта // Бот. журн. Т. 71. № 4. С. 487—498. (Совместно с Е. В. Клюйковым и др.).

Kitagawia — новый азиатский род семейства *Umbelliferae* // Там же. № 7. С. 942—949.

Ревизия рода *Cnidium* Cuss. ex Jussieu (*Umbelliferae—Apioideae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 91. Вып. 2. С. 90—99. (Совместно с В. Н. Тихомировым и Т. В. Лавровой).

Что такое *Schrenkia lachnantha* Korov. (*Umbelliferae*)? // Там же. Вып. 6. С. 108—111. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

La structure anatomique du petiole d'Ombellifèes d'Asie Moyenne // Bull. Mus. Nat. Paris. Sér. 4. Vol. 8. Sect. B. Adansonia, 1. P. 77—99. (With [Con] T. A. Ostroumova et al.).

1987. Зонтичные — *Umbelliferae* // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т. 2. С. 203—277.

Хемосистематика // Современные методы систематики высших растений. Вып. 1. С. 7—95. М. (Итоги науки и техники. Сер. ботаника. Т. 6). (Совместно с Л. Ф. Борисовой).

Математические методы и вычислительная техника в систематике высших растений // Современные методы систематики высших растений. Вып. 2. М. С. 4—96. (Итоги науки и техники. Сер. ботаника. Т. 8).

Astrodaucus, *Leutea*, *Demavendia*, *Cervaria*, *Johreniopsis*, *Zeravschania* // K. H. Rechinger. Flora Iranica. Lief. 162 (*Umbelliferae*). Graz. S. 112—115, 445—462.

Eryngium // Там же. S. 45—60. (With S. G. Tamamschyan).

Использование кластер-анализа для выяснения таксономических отношений видов в подтрибе *Foeniculinae* (*Umbelliferae*) флоры СССР // Бот. журн. Т. 72. № 1. С. 25—38. (Совместно с Т. В. Лавровой и Г. Н. Девятковой).

Neoconopodium — a new genus of the *Umbelliferae* from the Himalaya // Feddes Repert. Bd 98. Hf 7—8. S. 373—378. (With E. V. Kljuykov).

Памяти Софии Георгиевны Тамамшян // Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР. Ереван. Вып. 10. С. 5—20. (Совместно с Э. Ц. Габриэлян).

Род *Eryngium* L. (*Apiaceae*) в Закавказье, Средней Азии, Иране и Афганистане // Там же. С. 26—49. (Совместно с С. Г. Тамамшян).

Политетическая классификация видов рода *Ferulago* (*Umbelliferae*) // Бот. журн. Т. 72. № 7. С. 964—971. (Совместно с Л. П. Томкович).

A new species of the genus *Angelica* L. from Nepal Himalaya // Feddes Repert. Bd 98. Hf 7—8. S. 379—382.

Сложные эфиры *Ferula soongarica* и *Ferula subtilis* // Хим. прир. соед. № 5. С. 763—764. (Совместно с Л. А. Головниной и др.).

Сложные эфиры *Ferula kopetdaghensis* // Там же. С. 764—765. (Совместно с А. И. Саидходжаевым и В. М. Маликовым).

1988. Монографическая ревизия рода *Dorema* D. Don (*Umbelliferae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 93. Вып. 2. С. 76—90.

Род *Zeravschania* Korov.: виды и таксономическое положение в семействе *Umbelliferae* // Там же. Вып. 4. С. 75—80.

Apiaceae // Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения. *Rutaceae- Elaeagnaceae*. Л. С. 68—177. (Совместно с Ю. Е. Скляром).

Non-equivalency of plant genera: evidence for DNA-hybridization data // Pl. Syst. Evol. Vol. 161. N 3—4. P. 155—168. (With A. S. Antonov et al.).

Новый вид Ferula с Алайского хребта // Бот. журн. Т. 73. № 11. С. 1604—1607. (Совместно с С. Мелибаевым).

1989. Ревизия видов *Ligusticum* (*Apiaceae*) флоры СССР и описание нового рода *Arafoe* // Бот. журн. Т. 74. № 1. С. 96—103. (Совместно с Т. В. Лавровой).

Биометрическое изучение изменчивости в комплексе *Bupleurum longiradiatum* — *B. sachalinense* (*Umbelliferae—Apioideae*) // Там же. № 8. С. 1171—1176. (Совместно с Ю. В. Даушкевич и Г. Н. Девятковой).

Autumnalia — новый эндемичный для Средней Азии род семейства *Umbelliferae* с двумя новыми видами // Там же. № 10. С. 1488—1495.

Botanico-geographical analysis of the genus *Ferulago* W. D. J. Koch (*Umbelliferae*) // Feddes Repert. Bd 100. Hf 3—4. S. 119—129. (With L. P. Tomkovich).

Новый вид рода *Bupleurum* (*Umbelliferae*) из южной Киргизии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 94. Вып. 2. С. 80—82.

1990. Carpology of the species of type subgenus of the *Ferula* and some problems of their systematics // Feddes Repert. Bd 101. Hf 3—4. S. 135—151. (With L. K. Safina).

Заметки о среднеазиатских видах рода *Seseli* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 95. Вып. 1. С. 31—34.

Новые виды и флористические находки *Umbelliferae* в Центральном Тянь-Шане // Бот. журн. Т. 75. № 1. С. 89—98. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

Терпеноидные кумарины *Ferula lipskyi* и *F. vicaria* // Хим. прир. соед. № 2. С. 281—182. (Совместно с А. И. Саидходжаевым и др.).

Терпеноидные кумарины *Ferula gummosa* // Там же. С. 283—284. (Совместно с А. И. Саидходжаевым и др.).

Сесквитерпеновые лактоны *Ferula clematidifolia* и *Ligularia alpigena* // Там же. № 4. С. 553—554. (Совместно с Г. В. Сагитдиновой и др.).

1991. Серологическое исследование межродовых отношений в *Apioideae* (*Apiaceae*) // Бот. журн. Т. 76. № 2. С. 245—257. (Совместно с В. С. Шнеер и др.).

Ferulopsis — новый род *Umbelliferae* для флор Сибири и Монголии // Там же. № 10. С. 1387—1391.

Анатомические особенности подземных органов некоторых геофильных зонтичных // Там же. № 11. С. 1527—1538. (Совместно с Л. И. Сдобниной).

Notes on the genera *Vicatia* DC., *Sinodielsia* H. Wolff and *Tongoloa* H. Wolff (*Umbelliferae*) // Feddes Repert. Bd 102. Hf 5—6. S. 375—384. (With P. K. Mukherjee et al.).

Karyotaxonomical analysis in the genus *Angelica* (Umbelliferae) // Plant Syst. Evol. Vol. 177. P. 117—138. (With M. G. Vasilyeva).

О таксономическом положении *Trachydium eriocarpum* Bornm. et Gauba (*Umbelliferae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 96. Вып. 6. С. 110—111. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

Перспективы создания компьютерных баз данных по редким растениям // Бюл. ГБС АН. Вып. 162. С. 13—17. (Совместно с М. В. Леоновым).

Apiaceae. In: IOPB Chromosome Data. 3 // IOPB Newsletter. N 17. P. 8—9. (With Yu. V. Daushkevich and T. V. Alekseeva).

Apiaceae. In: IOPB Chromosome Data. 3 // IOPB Newsletter. N 17. P. 10—13. (With M. G. Vasilyeva et al.).

Кумарины из смолы корней *Ferula badrakema* // Хим. прир. соед. № 5. С. 718. (Совместно с Т. В. Букреевой).

2-O-(-D-генциобиозид 4-метокси-6-гидроксиацетофенона из корней *Dorema aitchisonii* // Там же. С. 722—723. (Совместно с Т. В. Букреевой).

Содержание флавонолов в некоторых видах *Bupleurum* // Раст. ресурсы. Т. 28. Вып. 1. С. 94—99. (Совместно с Т. А. Волхонской и Ю. В. Даушкевич).

1992. *Ormosolenia* restored // Edinb. Journ. Bot. Vol. 49. N 2. P. 219—223.

Reduction of *Spongiosyndesmus* Gilli to *Ladyginia* Lipsky (*Umbelliferae*) // Edinb. Journ. Bot. Vol. 49. N 2. P. 213—218. (With E. V. Kljuykov).

Два новых вида *Umbelliferae* из Киргизии // Бот. журн. Т. 77. № 2. С. 92—96. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

Johrenia platycarpa Boiss. (*Umbelliferae*) — новый вид для флоры СССР // Там же. С. 111—113. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

Компьютерная база данных по номенклатуре родов *Umbelliferae* мира // Там же. № 12. С. 69—77. (Совместно с М. В. Леоновым).

The tribe *Smyrnieae* Spreng. (*Umbelliferae*) in the light of serotaxonomical analysis // Plant Syst. Evol. Vol. 182. P. 135—148. (With V. S. Shneer et al.).

1993. The genera of the *Umbelliferae.* A nomenclator. Kew: Royal Botanic Gardens. 156 p. (With M. V. Leonov).

Стипендии фонда Сороса по проблеме «Биологическое разнообразие» // Бот. журн. Т. 78. № 6. С. 155—157. (Совместно с А. К. Скворцовым).

Компьютерная база данных по кариологии *Umbelliferae* мировой флоры // Там же. № 10. С. 65—72. (Совместно с М. В. Леоновым и др.).

Хромосомные числа и их изменчивость у некоторых видов *Bupleurum* (*Umbelliferae*) // Там же. № 11. С. 93—100. (Совместно с Ю. В. Даушкевич и М. Г. Васильевой).

The identity of Himalayan «*Seseli sibiricum*» (*Umbelliferae*) // Kew Bull. Vol. 48. N 2. P. 781—785.

Apiaceae. In: IOPB Chromosome Data. 5 // IOPB Newsletter N 20. P. 7—9. Leicester. 1993. (With M. G. Vasilyeva et al.).

Фенольный гликозид из корней *Ferula badrakema* // Раст. ресурсы. Т. 29. Вып. 2. С. 43—44. (Совместно с Т. В. Букреевой).

Структура дигидрофурокумаринов (α- и β-кирьяловинов) из смолы корней *Ferula kirialovii* // Там же. С. 45—51. (Совместно с Т. В. Букреевой и А. Л. Шавардой).

1994. *Rheedea* — новый журнал по таксономической ботанике // Бот. журн. Т. 79. № 5. С. 138—139.

Географическая изменчивость хромосомных чисел у тонкокорневищных видов *Aegopodium* (*Umbelliferae*) // Там же. № 8. С. 27—31. (Совместно с М. Г. Васильевой и Т. В. Алексеевой).

The genus *Malabaila* Hoffm. (Umbelliferae — Tordylieae) — a carpological investigation and taxonomic implications // Feddes Repert. Bd 105. Hf 3—4. S. 141—155. (With T. A. Ostroumova).

Second species of the genus *Tamamschjania* M. Pimen. et Kljuykov (*Umbelliferae*) // Feddes Repert. Bd 105. Hf 7—8. P. 433—436. (With T. V. Lavrova).

Apiaceae. In: IOPB Chromosome Data. 8 // IOPB Newsletter. N 23. (With T. V. Alekseeva et al.).

Биометрическое изучение сибирских узколистных видов *Bupleurum* // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 99. Вып. 3. С. 77—85. (Совместно с Ю. В. Даушкевич и М. В. Леоновым).

1995. *Apiaceae* Lindl. (*Umbelliferae* Juss., *Hydrocotylaceae* Hyl.) // Czerepanov S. K. Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR) Cambridge: Camberidge Univ. Press. P. 8—29. Русское издание: Apiaceae Lindl. (*Umbelliferae* Juss., *Hydrocotylaceae* Hyl.) // С. К. Черепанов. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья-95. С. 19—58. (Совместно с В. Н. Тихомировым).

New records of the Umbelliferae from the North-Eastern Anatolia (Turkey) // Бот. журн. Т. 80. № 7. С. 100—108. (Совместно с Е. В. Клюйковым и А. П. Хохряковым).

The identity of *Ligusticum thomsonii* C. B. Clarke (*Umbelliferae*) // Kew Bull. Vol. 50. N 2. P. 413—415.

Notes on Himalayan *Schulzia* (*Umbelliferae*) // Там же. N 3. P. 637—644. (With E. V. Kljuykov).

Apiaceae. In IOPB Chromosome Data. 10 // IOPB Newsletter. N 25. P. 7—8. (With Yu. V. Daushkevich and T. V. Alekseeva).

A new species of *Ferula* (*Umbelliferae*) from Afghanistan// Edinb. Journ. Bot. Vol. 53. N 2. P. 181—185. (With E. V. Kljuykov).

Korshinskya extended westwards // Там же. N 3. P. 337—342. (With E. V. Kljuykov).

Immunochemical appraisal of relationships within the tribe *Peucedaneae* (*Apiaceae*) // Plant Syst. Evol. Vol. 198. P. 1—16. (With V. S. Shneer and G. P. Borshchenko).

Taxonomic and floristic novelties in Chinese *Umbelliferae* from Qomolangma regions (Xizang, the Himalayas) // Acta Phytotax. Sin. Vol. 34, N 1. P. 1—11. (With E. V. Kljuykov and A. A. Tischkov).

1996. Зонтичные — *Umbelliferae* // Флора Сибири. Новосибирск: Наука. Т. 10. С. 123—194.

Tamamschjanella — новый род *Umbelliferae* // Бот. журн. Т. 81. № 8. С. 74—79. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

Номенклатурные и таксономические заметки о некоторых видах *Ferula* L. из Туркменистана, Ирана, Афганистана и Таджикистана // Там же. № 12. С. 59—63. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

Gongylotaxus, a new genus of the *Umbelliferae*, endemic to Afghanistan // Edinb. Journ. Bot. Vol. 53. N 2. P. 187—191. (With E. V. Kljuykov).

A new species of *Hymenidium* (*Umbelliferae*) from Kansu Province, China // Там же. P. 275—277. (With E. V. Kljuykov).

Reports (716—748) [*Umbelliferae*] In: Mediterranean chromosome number reports — 6 // Flora Mediterranea. Vol. 6. P. 288—307. (With Yu. V. Daushkevich et al.).

SW Asia as an essential centre of generic diversity in the *Umbelliferae* // Plant Life in SW and Central Asia. Ed. M. Ozturk et al. Vol. 1. P. 217—226.

1997. Contribution à la nomenclature générique des *Apiaceae* (Ombellifères) // Jour. Bot. Soc. Bot. France. Vol. 1. P. 91—104. (With [Con] J.-P. Reduron, A. Charpin).

A new monotypic section in *Prangos* Lindl. (*Umbelliferae*) and the correct name for its species // Candollea. Vol. 52. P. 109—111. (With E. V. Kljuykov).

Carpological diversity of African *Peucedanum* s. l. I. The species of southern Africa // Feddes Repert. Bd 108. Hf. 5—6. S. 299—318. (With T. A. Ostroumova).

Carpological diversity in African *Peucedanum*. II. Tropical African species // Там же. Hf 7—8. S. 533—547. (Совместно с Т. А. Остроумовой).

Памяти Татьяны Валентиновны Кузнецовой (6 VI 1955—2 III 1996) // Бот. журн. Т. 82. № 4. С. 138—142. (Совместно с А. К. Тимониным и др.).

1998. Two new species and the floristic novelties in the *Umbelliferae* of Aegean and Mediterranean Turkey // Бот. журн. Т. 83. № 1. С. 137—148. (With E. V. Kljuykov and D. Gokmen).

Что такое *Peucedanum wolffianum*? // Бот. журн. Т. 83, № 2. С. 80—84.

Molecular systematics of the *Umbelliferae*: using nuclear rDNA internal transcribed spacer sequences to resolve issues of evolutionary relationships// Бот. журн. Т. 83. № 7. С. 1—22. (With K. M. Valiejo-Roman et al.).

Proposal (1353) to conserve the name *Sinocarum* against *Dactylaea* (*Umbelliferae*) // Taxon. Vol. 47. N 1. P. 477—478. (With E. V. Kljuykov).

Apiaceae. In: IOPB Chromosome Data. 13 // IOPB Newsletter. N 29. P. 23—24. (With T. V. Alekseeva et al.).

О китайском журнале ресурсоведческого направления // Раст. ресурсы. Т. 34. Вып. 2. С. 116.

Reports (905—935). In: Mediterranean chromosome number reports — 8 // Flora Mediterranea. Vol. 8. P. 221—245. (With T. V. Alekseeva and E. V. Kljuykov).

1999. Towards a molecular phylogeny of *Apiaceae* subfamily *Apioideae*: additional information from nuclear ribosomal DNA ITS sequences // Plant Syst. Evol. Vol. 216. N 3—4. P. 167—195. (With D. S. Katz-Downie et al.).

Laserpitium stevenii Fisch. et Trautv. (*Umbelliferae*) — новый вид для России (Северный Кавказ) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 104. Вып. 2. С. 59—60. (Совместно с В. Г. Онипченко).

Базы данных в таксономии: современное состояние // Тр. Зоол. инст. РАН. Т. 278. С. 9—16.

Таксономические базы данных по *Umbelliferae*: современное состояние // Там же. С. 69. (Совместно с М. В. Леоновым).

On the paper by N. Turland and G. Davidse «Registration of plant names C. undesirable, unnecessary, and unworkable» // Taxon. Vol. 48. N 2. P. 413—416. (With T. V. Egorova et al.).

Apiaceae // World Economic Plants: a standard reference. Ed. J. H. Wiersema, B. Leon. Boca Raton et al.: CRC Press. (With P. K. Mukherjee и M. F. Watson).

Южная граница ареала рода *Conioselinum* (*Umbelliferae*) проходит в Гималаях // Бот. журн. Т. 84. № 3. С. 87—92. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

Komarovia Korovin (*Umbelliferae*): a multidisciplinary study of a genus of uncertain taxonomic position // Komarovia. Vol. 1. P. 61—73. (With V. S. Shneer et al.).

New nomenclatural combinations for Chinese *Umbelliferae* // Feddes Repert. Bd 110. Hf 7—8. S. 481—491. (With E. V. Kljuykov).

Apiaceae. In: IOPB Chromosome Data. 15 // IOPB Newsletter. N 31. P. 13—16. (With T. V. Alekseeva et al.).

Прогресс в кариосистематике зонтичных (*Umbelliferae*) // Цитология. Т. 41. № 12. С. 1074. (With T. V. Alekseeva and Yu. V. Daushkevich).

2000. Four Himalayan *Umbelliferae* new to the flora of China, with critical notes on *Tordyliopsis* DC. and *Keraymonia* Farille // Willdenowia. Vol. 30. N 2. P. 361—367. (With E. V. Kljuykov et al.).

Inclusion of *Eriocycla* into *Seseli* (*Umbelliferae*) and description of some new sections and subsections within the genus *Seseli* // Бот. журн. Т. 85. № 10. С. 96—109. (With E. V. Kljuykov).

Taxonomic revision of *Pleurospermum* and related genera of the *Umbelliferae*. I. A general part // Feddes Repert. Bd 111. Hf 7—8. S. 499—515. (With E. V. Kljuykov and M. V. Leonov).

Taxonomic revision of *Pleurospermum* and related genera of the *Umbelliferae*. II. The genera *Pterocyclus*, *Pleurospermum* and *Hymenidium* // Feddes Repert. Bd 111. Hf 7—8. S. 517—534. (With E. V. Kljuykov).

Taxonomic revision of *Pleurospermum* and related genera of the *Umbelliferae*. III. The genera *Hymenolaena*, *Keraymonia*, *Trachydium*, *Pseudotrachydium* and *Aulacospermum* // Feddes Repert. Bd 111. Hf 7—8. S. 535—552. (With E. V. Kljuykov).

Closest relatives of Chinese genus *Arcuatopterus* in the Indian subcontinent // Там же. S. 553—558. (With T. A. Ostroumova).

Apiaceae. In: IOPB Chromosome Data. 16 // IOPB Newsletter. N 32. P. 11—12. (With T. V. Alekseeva et al.).

2001. Иммунохимическое изучение таксономических отношений в трибах *Coriandreae*, *Scandiceae*, *Caucalideae*, *Dauceae* и *Thapsieae* (*Umbelliferae—Apioi-*

deae) // Бот. журн. Т. 86. № 2. С. 14—25. (Совместно с В. С. Шнеер и Н. Г. Кутявиной).

Дополнение к роду *Ducrosia* (*Umbelliferae* — *Tordylieae*) // Там же. № 4. С. 149—151. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

Apiaceae. In: IOPB Chromosome Data. 17 // IOPB Newsletter. N 33. P. 24—25. (With T. V. Alekseeva and E. V. Kljuykov).

Floristic novelties in the *Umbelliferae* of Xinjiang, China // Acta Phytotax. Sinica. Vol. 39, N 3. P. 193—202. (With E. V. Kljuykov).

Towards a clarification in the taxonomy of Sino-Himalayan species of *Selinum* L. s. l. (Umbelliferrae). The genus *Oreocome* Edgew. // Willdenowia. Vol. 31. N 1. P. 101—124. (With E. V. Kljuykov and T. A. Ostroumova).

2002. О некоторых видах *Umbelliferae*, описанных Г. Вольфом из Северного Китая // Бот. журн. Т. 87. № 1. С. 122—127. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

Новый вид рода *Kosopoljanskia* (*Apiaceae*) // Там же. № 7. С. 110—113. (Совместно с Р. В. Камелиным).

Synopsis of *Umbelliferae* of Vietnam with description of two new species // Там же. № 8. С. 126—137. (With E. V. Kljuykov).

Mozaffariania, a new genus of the *Umbelliferae* from Iran // Там же. № 11. С. 95—101. (With A. A. Maasoumi).

Relationships among genera in Saniculoideae and selected *Apioideae* (*Umbelliferae*) inferred from nrITS sequences // Taxon. Vol. 51. N 1. P. 91—101. (With K. M. Valiejo-Roman et al.).

Identity of *Archangelica roylei* Lindl. and its consequences for the nomenclature of some West Himalayan *Umbelliferae* // Feddes Repert. Bd 113. Hf 5—6. S. 335—341. (With E. V. Kljuykov).

Broadening the genus *Cephalopodum* Korovin (*Umbelliferae*) // Candollea. Vol. 57. P. 261—267. (With E. V. Kljuykov).

Зонтичные (*Umbelliferae*) Киргизии. М.: Товарищество научных изданий КМК. 286 с. (Совместно с Е. В. Клюйковым).

A new species of *Lalldhwojia* Farille (*Umbelliferae*) from Nepal // Willdenowia. Vol. 32. N 2. P. 93—97. (With E. V. Kljuykov).

nrDNA ITS region sequencing reveals affinity of some Sino-Himalayan *Umbelliferae* taxa // Taxon. Vol. 51. N 4. P. 685—701. (With K. M. Valiejo-Roman et al.).

Karyotaxonomical analysis in the *Umbelliferae*. Enfield (USA): Science Publishers. (With M. G. Vasilyeva et al.).

2003. Новые иранские работы в области флористической ботаники // Бот. журн. Т. 88. № 1. С. 149—153. (Совместно с А. К. Сытиным и Е. В. Клюйковым).

Systematic relationships within and between *Peucedanum* and *Angelica* (*Umbelliferae* — *Peucedaneae*) inrerred from immunological studies of seed proteins // Plant Syst. Evol. Vol. 236. N 3—4. P. 175—194. (With V. S. Shneer and N. G. Kutyavina).

What is *Sium frigidum* Hand.-Mazz. (Umbelliferae)? // Feddes Repert. Bd 114. Hf 5—6. S. 350—357. (With E. V. Kljuykov).

Notes on some Sino-Himalayan species of *Angelica* and *Ostericum* (*Umbelliferae*) // Willdenowia. Vol. 33. N 1. P. 121—137. (With E. V. Kljuykov).

A revision of *Conioselinum* (*Umbelliferae*) of the Old World // Там же. N 2. P. 353—377. (With E. V. Kljuykov and T. A. Ostroumova).

2004. The Asian Umbelliferae biodiversity database (ASIUM) with particular reference to South-West Asian taxa // Turk. Journ. Bot. Vol. 28. N 1—2. P. 139—145. (With M. V. Leonov).

Towards a standardised terminology for taxonomically important morphological characters in the Umbelliferae // South Afr. Journ. Bot. Vol. 70. N 3. P. 489—497. (With E. V. Kljuykov et al.).

Asia, the continent with the highest *Umbelliferae* biodiversity // South Afr. Journ. Bot. Vol. 70. N 3. P. 417—419. (With M. V. Leonov).

Hymenidium (*Umbelliferae*) in China and India: the new species, a new combination and some corrections // Бот. журн. Т. 89. № 10. С. 116—129. (With E. V. Kljuykov).

Critical notes on the genus *Calyptrosciadium* Rech.f. & Kuber (*Umbelliferae*) // Candollea. Vol. 59. N 1. P. 95—101. (With E. V. Kljuykov).

A new look at *Kedarnatha* P. K. Mukh. & Constance (*Umbelliferae*) // Feddes Repert. Bd 115. Hf 3—4. S. 230—238. (With E. V. Kljuykov).

Reports (1391—1409). In: Mediterranean chromosome number reports — 14 // Fl. Medit. Vol. 14. P. 435—447. (With V. S. Shneer and E. V. Kljuykov).

Ferulago trojana (*Umbelliferae*), a new species from western Turkey // Bot. Journ. Linnean Soc. Vol. 146. P. 499—504. (With c E. Akalin).

2005. Алексей Константинович Скворцов (к 85-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 90. № 1. С. 125—137. (Совместно с Ю. В. Виноградовой и др.).

Таксономические дополнения и изменения по роду *Cnidiocarpa* (*Umbelliferae*) // Бот. журн. Т. 90. № 2. С. 250—256.

New West Himalayan genus of the *Umbelliferae*, with notes on Tibetan species, described in *Pachypleurum* // Feddes Repert. Bd 116. Hf 1—2. S. 80—91. (With E. V. Kljuykov).

Chromosome numbers in Iranian *Umbelliferae* // Chromosome Sci. Vol. 8. P. 1—9. (With Yu. V. Shner et al.).

Prangos ilanae (*Umbelliferae*), a new species from Western Turkey // Candollea. Vol. 60. N 2. P. 379—385. (With E. Akalin and E. V. Kljuykov).

Reports (1438—1442) In: Kamari G., Blanche C, Gargari F. (eds). Mediterranean Chromosome Number Reports, 15 // Fl. Medit. Vol. 15. P. 710—716. (With V. S. Shneer and E. V. Kljuykov).

Additional notes on the genus *Lomatocarpa* Pim. (*Apiaceae—Apioideae*) and related taxa of High Asia // Rheedea. Vol. 15. N 2. P. 113—118. (With E. V. Kljuykov).

Zosima // Wu Zhengyi, Raven P. H. (ed.). Flora of China. Vol. 14. Beijing: Science Press; St. Loius: Missouri Botanical Garden Press. P. 194. (With Pan Zehui).

Seseli // Там же. P. 127—130. (With E. V. Kljuykov).

Lithosciadium // Там же. P. 135. (With Pu Fating [Pu Fading]).

Oreocomopsis // Там же. P. 154—155. (With Pu Fating and E. V. Kljuykov).

2006. An attempt to clarify taxonomic relationships in «Verwandtschaftskreis der Gattung *Ligusticum*» (*Umbelliferae—Apioideae*) by molecular analysis // Plant Syst. Evol. Vol. 257. P. 25—43. (With K. M. Valiejo-Roman et al.).

Two new species, two new nomenclatural combinations and a new name in Hilalayan *Sinocarum* (*Umbelliferae*) // Komarovia. Vol. 4. P. 116—123. (With E. V. Kljuykov).

A new genus of the *Umbelliferae* from Vietnam with two new species // Komarovia. Vol. 4. P. 124—132. (With E. V. Kljuykov).

Ferula euxina, новинка для флоры России // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 111. Вып. 4. С. 74—76.

Molecular data (nrITS-sequencing) reveal relationships among Iranian endemic taxa of the *Umbelliferae* // Feddes Repert. Bd 117. Hf 5—6. S. 367—388. (With K. M. Valiejo-Roman et al.).

Generic disposition of *Vicatia bipinnata* in *Melanosciadium* and a new species (*Umbelliferae*) // Feddes Repert. Bd 117. Hf 7—8. S. 466—475. (With E. V. Kljuykov).

Apiaceae. In: IAPT/IOPB Chromosome Data. 2 // Taxon. Vol. 55. N 3. P. 757—758. (With T. V. Alekseeva et al.).

Apiaceae. In: IAPT/IOPB Chromosome Data. 2 // Taxon. Vol. 55. N 3. P. 758. (With T. V. Alekseeva and E. V. Kljuykov).

Сельдереевые — *Apiaceae* // Флора российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1—8 (1985—1996). С. 191—196. (Совместно с Н. С. Павловой и др.).

2007. Enignatic genus *Haussknechtia* (*Umbelliferae*): systematic relationships based on molecular and carpological data // Nord. Journ. Bot. Vol. 24. N 5. P. 555—565. (With K. M. Valiejo-Roman et al.).

Sivadasania, a new genus of the *Apiaceae* from the Peninsular India // Бот. журн. Т. 92. № 6. С. 108—113. (With N. Mohanan).

Critical taxonomic analysis of *Dichoropetalum*, *Johrenia*, *Zeravschania* and related genera of *Umbelliferae—Apioideae—Peucedaneae* // Willdenowia. Vol. 37. N 2. (With E. V. Kljuykov and T. V. Ostroumova).

ITS phylogeny of West Asian *Heracleum* species and related taxa of *Umbelliferae—Tordylieae* W. D. J. Koch, with notes on evolution of their psbA-trnH sequences // Plant Syst. Evol. Vol. 269. N 3—4. (With M. D. Logacheva and K. M. Valiejo-Roman).

УДК 92 (47 + 57) : 58 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 10

© Д. В. Гельтман

ГЕННАДИЙ ПАВЛОВИЧ ЯКОВЛЕВ: К 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ

D. V. GELTMAN: GENNADY PAVLOVICH YAKOVLEV: To 70th ANNIVERSARY

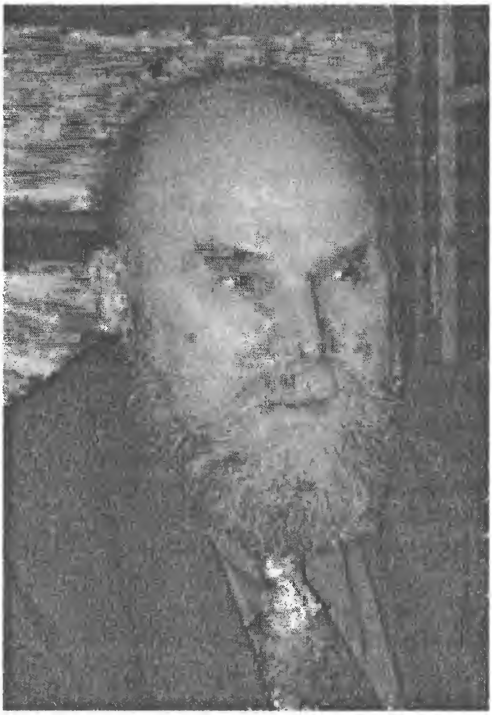
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)-346-36-43
E-mail: geltman@binran.ru
Поступила 10.06.2008

7 июня 2008 г. исполнилось 70 лет Геннадию Павловичу Яковлеву — доктору биологических наук, профессору и заведующему кафедрой фармакогнозии Санкт-Петербургской государственной химико-фармацевтической академии (СПХФА), ведущему научному сотруднику Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН), яркому и неординарному человеку.

Г. П. родился в 1938 г. в г. Сестрорецке в семье военнослужащего. Перипетии эвакуации и профессия отца привели к тому, что его детство прошло в самых разных частях нашей страны. Среднюю школу он закончил во Владивостоке.

В 1955 г. Г. П. поступил в Ленинградский химико-фармацевтический институт (ЛХФИ, ныне СПХФА). В годы учебы его учителем была основатель отечественной школы фармакогнозии А. Ф. Гаммерман. Большое влияние на Г. П. оказал А. А. Яценко-Хмелевский — крупный ученый, яркий лектор и незаурядный человек, преподававший тогда в ЛХФИ ботанику.

Достаточно рано, в 1957 г., Г. П. познакомился с Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова, куда активного и смышленого студента привела все та же А. Ф. Гаммерман. Сначала его консультировала О. В. Кнорринг, а затем неофициальным куратором (а иногда и защитником) стал Ан. А. Федоров.



Именно с этими учреждениями — «химфармом» и БИН оказалась связана дальнейшая жизнь Г. П. После окончания института он год работал провизором, но вскоре был принят на кафедру фармакогнозии ЛХФИ ассистентом, затем работал в исследовательских подразделениях этого института сначала младшим, затем старшим научным сотрудником. Через некоторое время Г. П. возвращается на преподавательскую работу, становится доцентом, профессором, а с 1982 г. — заведующим кафедрой фармакогнозии.

Научная деятельность Г. П. в ЛХФИ была связана с изучением запасов лекарственных растений в различных районах бывшего СССР, изучением химического состава отдельных видов лекарственного растительного сырья. Он также серьезно интересовался тибетской медициной, проанализировал два старинных тибетских трактата.

Все это время Г. П. не прерывал контактов с БИН, его Гербарием. Он всерьез заинтересовался систематикой растений, в первую очередь семейства бобовых. Главным образом на базе БИН была подготовлена его кандидатская диссертация, посвященная систематике рода *Sophora*, которая была защищена в 1965 г. Как ее развитие вскоре была написна докторская диссертация, в которой рассматривалась систематика трибы *Sophoreae* s. l., успешно защищенная в Тартуском университете в 1974 г.

С 1976 по 1992 г. Г. П. по совместительству работал в Гербарии БИН. Он занимался обработкой значительной части семейства бобовых для сводки «Растения Центральной Азии», обработал отдельные роды этого семейства для «Флоры европейской части СССР», активно участвовал в подготовке Красной книги РСФСР и знаменитой «Жизни растений». Расширенный вариант очерка в последнем издании лег в основу монографии «Бобовые Земного шара», изданной в 1990 г.

В начале 1990-х годов Г. П. установил связь с международной организацией по изучению бобовых (International Legume Database and Information Service — ILDIS) и при поддержке этой организации совместно с Ю. Р. Росковым и А. К. Сытиным, при участии многих ботаников — региональных координаторов — подготовил конспект бобовых бывшего СССР и Монголии, который был издан Королевским ботаническим садом в Кью. Позже эта же информация вошла в международную базу по бобовым, а также была представлена на английском и русском языках в форме базы данных на компакт-диске, который оказался одним из первых научных ботанических изданий в России на таком носителе.

Другим направлением деятельности Г. П. стало изучение флоры тропических стран. В 1976—77 гг. он участвовал в рейсе исследовательского судна «Дмитрий Менделеев» и посетил острова Океании, Новую Гвинею, Австралию. С 1979 по 1989 г. он 3 раза посетил Кубу, а в 1977—1995 гг. 5 раз участвовал в экспедициях по изучению флоры Вьетнама. Г. П. также занимался подготовкой кадров для этих

На озере Байкал. 1967 г.

стран, а его аспирант Нгуен Тьен Хьеп позже стал одним из признанных лидеров вьетнамской ботаники.

Преподавательский опыт Г. П. позволил ему подготовить целый ряд учебников, учебных пособий и справочных изданий. В первую очередь следует отметить учебник ботаники (совместно с В. А. Челомбитько), предназначенный для фармацевтических вузов, который, однако, использовался значительно более широко и выдержал несколько изданий. Важную роль в распространении достоверной информации о растениях сыграл двухтомник «Ботаника для учителя» (совместно с Л. В. Аверьяновым). Как профессионалами, так и всеми, кто интересуется фармакогнозией, высоко оценен «Энциклопедический словарь лекарственных растений и продуктов животного происхождения» (1999), подготовленный Г. П. и сотрудниками его кафедры. Он также является соавтором опубликованного в 2002 г. и переизданного в 2007 г. фундаментального учебника фармакогнозии.

В 1992 г. Г. П. стал ректором СПФХА и проработал в этой должности до 2003 г. Его ректорство пришлось на весьма непростое для нашей страны, ее науки и образования время. К чести Г. П., он старался максимально использовать все новые возможности, которые открыли социально-экономические изменения тех лет, сумел успешно преодолеть большинство возникавших проблем (порой очень специфичных и совершенно новых для преподавателя и научного работника) и не поддался возникавшим соблазнам. В условиях хронического бюджетного недофинансирования он сумел найти те точки роста и приложения сил, которые позволяли СПХФА получать внебюджетные средства, чтобы вовремя платить зарплату пре-

На острове Катба (Вьетнам), 1984 г.

Слева направо: Л. В. Аверьянов, О. В. Зайцев, 2 сотрудника национального парка, Нгуен Тьен Бан, Л. Ю. Буданцев, проводник, Г. П. Яковлев.

подавателям и развивать материальную базу вуза. В эти годы СПХФА неизменно входила в первую пятерку в рейтинге медицинских и фармацевтических вузов, а Г. П., насколько позволяли его силы, материальные возможности вуза и груз прошлого, стремился превратить СПХФА в учебное заведение европейского стиля и уровня.

Находясь на посту ректора, Г. П. активно привлекал к работе в СПХФА сотрудников БИН. Он очень точно использовал возможности и способности своих коллег, что приносило несомненную пользу вузу, а сотрудникам БИН позволяло хотя бы несколько поправить свое материальное положение. Особое внимание он уделял издательской деятельности. При его активном участии были подготовлены и изданы такие книги, как «Иллюстрированный определитель растений Карельского перешейка» и «Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области», ставшие новым словом в создании отечественных «полевых флор». При подготовке этих книг он выступал не только редактором но, скорее, по его же собственным словам, «продюсером» издания, определяя его макет, читательский адрес, авторский коллектив, находя источники финансирования и т. п.

В стандартной юбилейной статье довольно сложно рассказать о характере и пристрастиях Г. П. Можно отметить его взрывной, но отходчивый нрав, интерес к природе, истории, литературе, образу жизни людей в других странах, да и вообще к жизни во всех ее проявлениях. Он знает толк в хороших напитках и нашел возможность поделиться своими знаниями с читателями, написав популярную брошюру «Алкогольные и тонизирующие напитки».

Сейчас Г. П. является профессором и заведующим кафедрой фармакогнозии СПХФА и по совместительству (с 2004 г.) ведущим научным сотрудником Гербария БИН. Он продолжает активную научную деятельность, участвует в ряде проектов, полон идей, в том числе замыслов новых книг. Пожелаем ему крепкого здоровья для исполнения всего задуманного!

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ Г. П. ЯКОВЛЕВА И КНИГ, ИЗДАННЫХ ПОД ЕГО РЕДАКЦИЕЙ[1]

1961. Кристаллы в эпидермисе рода *Sophora* L. (К микроскопической диагностике рода) // Аптечное дело. Т. 10. № 5. С. 26—28.

К систематике рода *Niedzwedzkia* B. Fedtsch. и трибы *Incarvilleae* (Endl.) Jakovl. семейства *Bignoniaceae* Pers. // Бот. мат. Гербария БИН АН СССР. Т. 21. С. 328—337.

К анатомии вегетативных органов среднеазиатских представителей рода *Lagochilus* Bge. // Тр. Ленингр. хим.-фарм. ин-та. Вып. 12. С. 123—131.

1964. Новая система рода *Sophora* L. и его филогенез // Тр. Ленингр. хим.-фарм. ин-та. Вып. 17. С. 50—57.

Некоторые особенности строения эпидермиса листа *Sophora* секции *Keyseilingia* (Bge.) Yakovl. (сем. *Leguminosae*) // Там же. С. 167—169.

1965. Краткий обзор анатомии вегетативных органов рода *Sophora* L. // Тр. Ленингр. хим.-фарм. ин-та. Вып. 19. С. 119—129.

Основные древесные породы массива Дикке (Гвинейская Республика) и характеристика их древесины // Раст. ресурсы. Т. 1. Вып. 2. С. 206—218. (Совместно с А. А. Яценко-Хмелевским).

1967. [Рец.]. Благовещенский А. В. и др. Биохимия бобовых растений. М.: Наука // Бот. журн. Т. 52. № 11. С. 1660—1663. (Совместно с А. Г. Борисовой).

Заметки по систематике и географии рода *Sophora* и близких родов // Тр. Ленингр. хим.-фарм. ин-та. Вып. 21. С. 42—62.

Материалы по географическому распространению некоторых видов рода *Codonopsis* Wall. // Тр. Ленингр. хим.-фарм. ин-та. Вып. 21. С. 30—35. (Совместно с Н. М. Котиковой).

Род *Sophora* L. секция *Pseudosophora* DC и *Keyserlingia* (Bge.) Yakovl. на Ближнем и Среднем Востоке (Турция, Сирия, Ирак, Иран, Афганистан и Пакистан) // Там же. С. 63—67.

Некоторые особенности строения семян рода *Sophora* L. и близких к нему родов в связи с их систематикой и филогенией // Там же. С. 90—98. (Совместно с Н. В. Сыровежко).

Хемотаксономическое изучение некоторых видов рода *Caragana* (*Fabaceae*) // Бот. журн. Т. 52. № 3. С. 318—322.

Новые номенклатурные комбинации для двух видов *Baphia* // Там же. № 11. С. 1645.

1968. Taxonomie et phylogenie du genre *Angylocalyx* et de la tribu der *Angylocalyceae* // Adansonia. Fasc. 3. T. 8. P. 315—317. (With A. A. Yatsenko-Khmelevsky, I. C. Zoubkova).

---

[1] Составлен М. Н. Повыдыш при участии Д. В. Гельтмана.

Род *Camoensia* Benth. и положение его в системе *Fabales* // Бот. журн. Т. 53. № 6. С. 749—758.

Новая триба *Baphieae* Yakovl. (*Fabaceae*) // Там же. № 10. С. 1477.

Род *Calia* Teran et Berl. (*Sophoreae*) в Америке // Тр. Ленингр. хим.-фарм. ин-та. Т. 26. С. 104—112.

Виды секции *Sophora* рода *Sophora* L. // Там же. С. 93—103.

1969. A review of *Sweetia* and *Acosmium* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. Vol. 29. N 3. 1969. P. 347—355.

Некоторые принципы классификации порядка *Leguminales* Jones. в связи с филогенией трибы *Sophoreae* sensu Hutch. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 74. Вып. 1. С. 106—118. (Совместно с Н. А. Демченко и И. К. Зубковой).

1970. Новый подвид *Virgilia capensis* (L.) Poir. (*Fabaceae*) // Бот. журн. Т. 55. № 6. С. 837.

[Рец.]. Е. В. Вульф, О. Ф. Малеева. Мировые ресурсы полезных растений. Пищевые, кормовые, технические, лекарственные и другие. Справочник Л. 1969. // Там же. № 11. С. 878—879.

Новый вид *Cephalostigmaton* (Yakovl.) Yakovl. (*Fabaceae*) // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. № 12. С. 45.

A new species of *Ormosia* from Brazil // Journ. Arnold. Arbor. Vol. 51. N 1. P. 129—131.

1971. Заметки о роде *Pericoptis* Thwaites (включая *Afrormosia* Harms) // Новости сист. высш. раст. Т. 8. С. 177—181.

Заметки по таксономии рода *Calpurnia* E. Mey. (*Fabaceae*) // Там же. С. 181—184.

К ревизии рода *Ormosia* Jacks. I. Роды *Ruddia* Yakovl. и *Fedorovia* Yakovl. (*Leguminosae*) // Бот. журн. Т. 56. № 5. С. 652—658.

[Рец.] P. Tetenyi. Intraspecific taxa of medicinal plants. Budapest, 1970 // Там же. С. 734—735.

Two new species of *Leguminosae* // Journ. Arn. Arbor. Vol. 54. N 4. P. 691—694.

1972. Многоцветковая форма *Adonis amurensis* Regel et Radde // Бот. журн. Т. 57. № 3. С. 335—338. (Совместно с А. А. Пономаренко).

Дополнения к системе порядка *Fabales* Nakai (*Leguminales* Jones) // Там же. № 6. С. 585—595.

Заметки по систематике родов трибы *Sophoreae* Spreng. семейства *Fabaceae*, 1. Роды *Bolusanthus* Harms, *Diplotropis* Benth., *Trichocyamos* Yakovl. и *Bowdichia* H.B.K. // Новости сист. высш. раст. Т. 9. С. 197—203.

The choice of lectotype for the genus *Sophora* L. // Taxon. Vol. 21. N 5—6. P. 716—717.

1973. О роде *Keyserlingia* Bunge (включая *Echinosophora* Nakai) // Бот. журн. Т. 58. № 6. С. 833—838.

[Рец.]. J. Harborne, D. Boulter, B. Turner. Chemotaxonomy of the *Leguminosae.* London; New-York, 1971 // Там же. № 7. С. 1045—1046.

Заметки по систематике родов *Sweetia* Spreng., *Machaerium* Pers., *Angylocalyx* Taub., *Fedorovia* Yakovl., *Placolobium* Miq., *Ormosia* Jacks. (*Fabaceae*) // Новости сист. высш. раст. Т. 10. С. 190—196.

Заметки по систематике родов трибы *Sophoreae* Spreng. и *Millittieae* Hutch. // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. № 1. С. 57—59.

Восстановление рода *Vexibia* Rafin. (= *Goebelia* Bge.) *Fabaceae* Linbl. // Там же. № 12. С. 53—56.

1974. [Рец.]. Н. М. Дудик. Визначник інтролдукованих бобоцвітних України за плодамі та насінням. Київ, 1974 // Бот. журн. Т. 59. № 11. С. 1687—1689. (Совместно с И. В. Грушвицким).

1975. Новые виды *Moldenhawera* Schrad. (*Caesalpiniaceae*) // Бот. журн. Т. 60. № 2. С. 219—220.

Изменения в системе порядка *Fabales* Nakai.2 // Там же. № 5. С. 701—703.

Роды трибы *Sophoreae* (Bronn) DC. (сем. *Fabaceae*) флоры СССР // Новости сист. высш. раст. Т. 12. С. 225—235.

1976. Конспект трибы *Sophoreae* (Spreng.) DC. s. l. семейства бобовых (*Fabaceae*) во флоре Вьетнама и Камбоджи // Новости сист. высш. раст. Т. 13. С. 168—174.

Обзор рода *Luetzelburgia* Harms (*Fabaceae*) // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. № 9. С. 74—77.

Обзор родов *Zollernia* Nees и *Lecointea* Ducke (*Fabaceae*) // Бот. журн. Т. 61. № 9. С. 1304—1308.

1977. Заметки по систематике родов *Bafhiopsis* Baker, *Spiriotropis* Tul., *Panurea* Benth., *Dicraeopetalum* Harms (*Fabaceae*) // Новости сист. высш. раст. Т. 14. С. 137—139.

Обзор рода *Alexa* Moq. (*Fabaceae—Angylocalyceae*) // Бот. журн. Т. 62. № 3. С. 432—437.

1979. Новые таксоны рода *Chesneya* Lindl. ex Endl., *Melissitus* Medic. и *Exostyles* Schott (*Fabaceae*) // Новости сист. высш. раст. Т. 16. С. 136—140.

Культурная флора СССР. IV. Зерновые бобовые культуры. Ч. 1. Порядок *Fabales* — бобоцветные. Л. 1979. С. 7—130.

1980. Заметки о роде *Sophora* L. // Новости сист. высш. раст. Т. 17. С. 156—160.

Новый вид рода *Sakoanala* R. Vig. (*Fabaceae—Sophoreae*) // Там же. С. 160—164.

О роде *Gueldenstaedtia* Fisch. (*Fabaceae*) // Бот. журн. Т. 65. № 1. С. 104—108.

Новые таксоны рода *Chesneya* из Пакистана и Индии // Там же. № 6. С. 870—872. (Совместно с Р. В. Камелиным).

Новые таксоны семейства розовых (*Rosaceae*) для флоры Вьетнама // Там же. С. 873—874. (Совместно с Нгуен Тьен Хьепом).

Новый вид рода *Photinia* (*Rosaceae*) из Вьетнама // Там же. № 9. С. 1251—1252. (Совместно с Нгуен Тьен Хьепом).

1981. Род *Sorbus* (*Rosaceae*) во флоре Вьетнама // Бот. журн. Т. 66. № 8. С. 1185—1191. (Совместно с Нгуен Тьен Хьепом).

О новых для Китая и Монголии видах рода *Hedysarum* (*Fabaceae*) // Там же. С. 1213—1214.

Бобовые Вьетнама. 1. *Placolobium*, *Sophora* // Там же. № 12. С. 1770—1773. (Совместно с Нгуен Данг Кхоем).

О видах секции *Hammermanae* Yakovl. рода *Sophora* // Новости сист. высш. раст. Т. 18. С. 208—211. (Совместно с М. А. Маловым).

1982. О роде *Ammodendron* (*Fabaceae*) // Бот. журн. Т. 67. № 1. С. 54—62. (Совместно с О. А. Связевой и Ф. Батшили).

О научных гербариях Социалистической Республики Вьетнам // Там же. № 9. С. 1306—1310. (Совместно с Нгуен Тьен Баном и Нгуен Тьен Хьепом).

Дополнения к флоре *Fabaceae* Вьетнама. I // Там же. № 11. С. 1540—1543. (Совмсетно с Нгуен Данг Кхоем).

Новые виды рода *Rubus* (*Rosaceae*) из Вьетнама // Новости сист. высш. раст. Т. 19. С. 108—114. (Совместно с Нгуен Тьен Хьепом).

Новые виды рода *Hedysarum* (*Fabaceae*) из Центральной Азии // Там же. С. 114—117.

1983. Дополнения к флоре *Rosaceae* Вьетнама // Бот. журн. Т. 68. № 11. С. 1521—1528. (Совместно с Нгуен Тьен Хьепом).

1984. О латинских названиях порядка, семейств и подсемейств бобовых // Бот. журн. Т. 69. № 3. С. 345—346.

О видах рода *Caragana* (*Fabaceae*) // Там же. С. 353—358. (Совместно с О. А. Связевой).

Палиноморфологическое изучение представителей рода *Rubus* (*Rosaceae*) флоры Вьетнама // Там же. № 4. С. 502—503. (Совместно с В. Н. Косенко и Нгуен Тьен Хьепом).

О видах секции *Chrysochamaecytisus* рода *Chamaecytisus* (*Fabaceae*) // Там же. № 10. С. 1385—1391. (Совместно с О. А. Связевой).

Фенолкарбоновые кислоты *Astragalus floccosifolius* // Химия прир. соед. № 4. С. 527. (Совместно с Р. К. Ясиновым и Н. В. Сыровежко).

1985. Новый вид рода *Dacryodes* Vahl. (*Burseraceae*) из Вьетнама // Новости сист. высш. раст. Т. 22. С. 146—148. (Совместно с Чан Динь Даем).

Два новых вида рода *Turpinia* Vent. (*Staphyleaceae*) из Вьетнама // Там же. С. 149—152. (Совместно с Чан Динь Даем).

Конспект видов рода *Canarium* (*Burseraceae*) во флоре Вьетнама // Бот. журн. Т. 70. № 6. С. 782—786. (Совместно с Чан Динь Даем).

О некоторых видах рода *Caragana* (*Fabaceae*) // Там же. № 7. С. 909—916. (Совместно с О. А. Связевой).

Лекарственные растения тибетской медицины. Новосибирск: Наука. 160 с. (Совместно с Т. А. Асеевой и К. Ф. Блиновой).

1986. О некоторых видах рода *Caragana* (*Fabaceae*) // Бот. журн. Т. 71. № 4. С. 480—484. (Совместно с О. А. Связевой).

Новые таксоны родов *Adinandra* и *Anneslea* (*Theaceae*) из Вьетнама // Там же. № 8. С. 1118—1121. (Совместно с Нгуен Хыу Хьеном).

1987. Морфологический анализ караган из ряда *Pygmaeae* Kom. Улан-Удэ. 23 с. (Совместно с А. Е. Половинко и С. М. Баторовой).

Barreto A., Jakovlev G. Eestudio taxonomico del genero *Lysiloma* (*Mimosaceae*) en Cuba. [La Habana]: Acad. de ciencias de Cuba. 41 p. (Acta botanica Cubana, N 41).

Barreto A., Jakovlev G. El genero *Leucaena* (*Leguminosae*: *Mimosoideae*) en Cuba. [La Habana]: Acad. de ciencias de Cuba. 7 p. (Acta botanica Cubana, N 42).

Заметки о видах секции *Caragana* рода *Caragana* Lam. (*Fabaceae*) // Новости сист. высш. раст. Т. 24. С. 124—132. (Совместно с О. А. Связевой).

О систематике нового рода *Spongiocarpella* (*Fabaceae*) // Бот. журн. Т. 72. № 2. С. 249—260. (Совместно с О. А. Связевой).

Ресурсы аира болотного и девясила высокого в лесостепных районах Алтайского края // Науч. тр. ВНИИ фармации. Т. 25. С. 34—36. (Совместно с К. Ф. Блиновой и М. Н. Комаровой).

1988. Хемотаксономическое изучение некоторых видов рода *Caragana* (*Fabaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 72. № 3. С. 318—322. (Совместно с А. Е. Половинко).

Растения Центральной Азии: по материалам Ботанического института им. В. Л. Комарова. Л.: Наука. Т. 8а. 125 с.

1990. Яковлев Г. П. Ботаника: учебник для фармацевтических институтов и фармацевтических факультетов медицинских институтов. М.: Высшая школа. 1990. 366 с. (Совместно с В. А. Челомбитько).

Бобовые земного шара. Л.: Наука. 140 с.

Ботанико-фармакогностический словарь / Под ред. К. Ф. Блиновой и Г. П. Яковлева. М.: Высшая школа. 272 с. (Совместно с К. Ф. Блиновой и др.).

Новые таксоны *Chamaecrista* (*Leguminosae—Caesalpinioideae*) с Кубы // Бот. журн. Т. 75. № 6. С. 888—893. (Совместно с А. Баррето).

Заметки о роде *Senna* (*Fabaceae*) // Там же. № 9. С. 1294—1295. (Совместно с А. Баррето).

1992. Новый вид рода *Chamaecrista* (*Fabaceae—Caesalpinioideae*) с Кубы // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 100—101. (Совместно с А. Баррето).

Соцветия: Морфологическая классификация. СПб.: СПбХФИ. 126 с. (Совместно с Т. В. Кузнецовой и Н. И. Пряхиной).

1993. Целебные растения в комнате. М.: Высшая школа. 157 с. (Совместно с Г. Б. Гортинским).

3-я Международная конференция по бобовым. Эволюция *Leguminosae.* Общий обзор // Бот. журн. Т. 78. № 6. С. 151—155.

1994. Памяти Игоря Владимировича Грушвицкого // Раст. ресурсы. Т. 30. Вып. 3. С. 135—147. (Совместно с К. Ф. Блиновой).

1995. Памяти Александра Георгиевича Воллосовича // Раст. ресурсы. Т. 31. Вып. 1. С. 133—137. (Совместно с К. Ф. Блиновой и Л. А. Николаевой).

Содержание ртути в лекарственном растительном сырье и водных извлечениях из него // Там же. С. 71—75. (Совместно с И. В. Гравель и Н. В. Петровым).

1996. Растения для нас. Справочное издание / Под ред. Г. П. Яковлева и К. Ф. Блиновой. СПб.: Учебная книга. 653 с. (Совместно с К. Ф. Блиновой и др.).

Legumes of Northern Eurasia: a checklist. Kew: Royal Botanic Gardens. 724 p. (With A. K. Sytin, Yu. R. Roskov).

Ботаника для учителя: в 2-х ч. М.: Просвещение; Учебная литература. Ч. 1. 223 с. (Совместно с Л. В. Аверьяновым).

1997. Ботаника для учителя: в 2-х ч. М.: Просвещение; Учебная литература. Ч. 2. 336 с. (Совместно с Л. В. Аверьяновым).

1999. [Рец.]. Гербарное дело: Справочное руководство / Пер. с англ. Е. Ю. Еремеевой, Д. В. Гельтмана, И. В. Соколовой. Кью, 1995 // Бот. журн. Т. 84. № 4. С. 158—160.

Энциклопедический словарь лекарственных растений и продуктов животного происхождения. Учебное пособие / Под ред. Г. П. Яковлева и К. Ф. Блиновой. СПб.: Спецлит; Изд-во СПХФА. 407 с. (Совместно с Г. А. Белодубровской и др.).

2000. Содержание тяжелых металлов в сырье некоторых лекарственных растений, произрастающих в условиях атмосферного загрязнения (Республика Алтай) // Раст. ресурсы. Т. 36. Вып. 3. С. 99—106. (Совместно с И. В. Гравель, Н. В. Петровым).

Иллюстрированный определитель растений Карельского перешейка / Под ред. А. Л. Буданцева, Г. П. Яковлева. СПб: Спецлит; Изд-во СПХФА. 478 с. (Авторы: Л. В. Аверьянов и др.).

2001. Полисахариды надземной части *Alhagi maurorum* Medic. // Раст. ресурсы. Т. 37. Вып. 1. С. 60—63. (Совместно с М. Ю. Гончаровым, Г. А. Витовской).

Состав полисахаридных фракций из надземной части *Alhagi maurorum* Medic. // Там же. Вып. 4. С. 76—81. (Совместно с М. Ю. Гончаровым и Г. А. Витовской).

Ботаника: Учебник для вузов / Под ред. Р. В. Камелина. 2-е изд. СПб.: Спецлит; Изд-во СПХФА. 682 с. (Совместно с В. А. Челомбитько).

2002. Фармакогнозия. Изд. 4-е. М.: Медицина. 656 с. (Совместно с Д. А. Муравьевой и И. А. Самылиной).

2003. О типификации рода *Alhagi* Gagneb. // Бот. журн. № 1. С. 101—106. (Совместно с Т. В. Егоровой и М. Ю. Гончаровым).

Памяти Алексея Ивановича Шретера // Раст. ресурсы. Т. 39. Вып. 2. С. 130—138.

Yakovlev G. P. Plants of Central Asia: plant collections from China and Mongolia. Vol. 8a. Leguminosae. Enfield: Science Publishers. 168 p.

2004. Лекарственное растительное сырье. Фармакогнозия: Учебное пособие / Под ред. Г. П. Яковлева и К. Ф. Блиновой. СПб.: Спецлит. 780 с. (Совместно с Г. А. Белодубровской и др.).

2005. Содержание хлорорганических пестицидов и полихлорбифенилов в сырье некоторых лекарственных Алтайского края // Раст. ресурсы. Т. 41. Вып. 3. С. 70—79. (Совместно с И. В. Гравель и С. В. Морозовым).

О новой трибе *Lecointeeae* и о роде *Zollernia (Fabaceae)* // Бот. журн. Т. 90. № 6. С. 910—926. (Совместно с М. Ю. Гончаровым).

2006. Новая подтриба *Aldiniinae* трибы *Swartzieae* s. l. (*Fabaceae*) и новые виды рода *Aldina* // Бот. журн. Т. 91. № 2. С. 290—303. (Совместно с М. Ю. Гончаровым и М. Н. Повыдыш).

Обзор рода *Lecointea* (*Lecointeeae, Fabaceae*) // Там же. № 7. С. 1075—1088. (Совместно с М. Ю. Гончаровым и М. Н. Повыдыш).

Лекарственное сырье растительного и животного происхождения. Фармакогнозия: Учебное пособие / Под ред. Г. П. Яковлева. СПб.: Спецлит. 845 с.

Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области / Под ред. А. Л. Буданцева и Г. П. Яковлева. М.: Товарищество научных изданий КМК. 799 с. (Авторы: Л. В. Аверьянов и др.).

2007. Фармакогнозия: Учебник для студентов фармацевтических вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Медицина. 656 с. (Совместно с Д. А. Муравьевой и И. А. Самылиной).

[Рец.]. Legumes of the World / Eds by Lewis, B. Schrire, B. Mackinder, M. Lock. Kew: Royal Botanic Gardens, 2005. 557 p. (Бобовые мира / Под ред. Г. Льюис, Б. Шрир, Б. Маккиндер, М. Лок. Кью: Королевский ботанический сад, 2005. 577 с.) // Бот. журн. Т. 92. № 2. С. 326—334.

Молекулярно-генетические методы в фармакогнозии // Фармация. № 1. С. 46—48. (Совместно с М. Н. Повыдыш и др.).

Изучение химического состава травы стальника полевого // Там же. № 2. С. 10—11. (Совместно с А. И. Тулайкиным).

Разнообразие фенольных соединений рода *Ononis* (*Fabaceae*) // Раст. ресурсы. Т. 43. Вып. 3. С. 140—161. (Совместно с А. И. Тулайкиным).

2008. Обзор трибы *Swartzieae* s. l. (*Fabaceae*) // Бот. журн. Т. 93. № 1. С. 114—137. (Совместно с М. Ю. Гончаровым и М. Н. Повыдыш).

Фенолкарбоновые кислоты надземной части восковницы обыкновенной *Myrica gale* L. // Раст. ресурсы. Т. 44. (Совместно с А. А. Кашиной и А. И. Тулайкиным).

УДК 581.5 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 10

© Т. В. Рогова, Е. Л. Любарский

ВАССИАН СЕРГЕЕВИЧ ПОРФИРЬЕВ (1907—1990)

T. V. ROGOVA, E. L. LUBARSKY.

VASSIAN SERGEEVICH PORFIREF (1907—1990)

Казанский Государственный Университет им. В. И. Ульянова-Ленина
420008 Казань, ул. Кремлевская, 18
Тел. (8432317563)
E-mail: Tatiana.Rogova@ksu.ru
Поступила 04.03.2008

10 декабря 2007 г. исполнилось 100 лет со дня рождения доктора биологических наук, профессора Казанского университета Вассиана Сергеевича Порфирьева, талантливого ученого-ботаника, выдающегося знатока природы Волжско-Камского края, стоявшего у истоков экологического образования, рационального природопользования и охраны природы в Республике Татарстан.

В. С. родился 10 декабря 1907 года в г. Москве в семье историка Сергея Ивановича Порфирьева. Мать, Юлия Михайловна, окончила Родионовский институт в Казани и Высшие женские курсы.

В 1925 г. после окончания Казанской школы II ступени № 6 В. С. поступил на первый курс геолого-биологического отделения физико-математического факультета Казанского государственного университета (КГУ), где специализировался по геоботанике. Во время пребывания в университете на протяжении 3 лет (1927—1929) В. С. уже работал самостоятельно в геоботанических экспедициях по изучению Закамских кантонов Татарстана (Бугульминского, Мензелинского, Челнинского) совместно с аспирантом М. В. Марковым при общем руководстве проф. А. Я. Гордягина. Позднее, сразу по окончании университета, В. С. возглавляет геоботаническую экспедицию по изучению состава и состояния лесных насаждений Елабужского лесничества.

В годы учебы В. С. активно участвовал в работе студенческого кружка «Любители природы», популярного среди университетских студентов и объединявшего талантливых молодых людей, впоследствии выдающихся биологов (М. В. Марков, В. А. Попов и др.). В. С. был членом президиума ботанической секции и секретарем кружка. Кружковцы самостоятельно организовывали научные исследования и экспедиционные выезды.

В 1930 г. по окончании университета В. С. поступил в аспирантуру по специальности систематика растений и геоботаника. Научным руководителем В. С. был выдающийся российский ботаник, основатель Казанской геоботанической школы, проф. А. Я. Гордягин, который высоко ценил личные качества В. С. Порфирьева как будущего ученого.

Следуя лучшим университетским традициям, В. С. увлеченно проводит глубокие научные исследования по диссертационной теме и одновременно активно участвует в производственной работе по геоботаническому обследованию и выявлению запасов растительных ресурсов на территории Татарской республики и предуральских районов бывшей Уральской области. В военные годы эта работа возглавлялась Волжско-Камской комиссией АН СССР по мобилизации природных ресурсов на нужды обороны.

В 1944 г. на Ученом совете биологического факультета Казанского университета В. С. блестяще защищает кандидатскую диссертацию по теме «Темнохвойно-широколиственные ассоциации северо-востока Татарии», а в 1970 г. на основании доклада-обобщения опубликованных работ по теме «Хвойно-широколиственные леса Волжско-камского края» Ученый совет Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР присуждает В. С. ученую степень доктора биологических наук.

Верность теме и объектам исследования, традициям отечественной науки комплексного изучения природных явлений позволили В. С. не только познать особенности состава, строения и динамики хвойно-широколиственных лесов региона, но и выдвинуть ряд теоретических положений, развивающих современное эколого-географическое направление в биогеографии, геоботанике, флористике. В. С. предлагает анализировать структуру растительного покрова того или иного региона на основе выделения и изучения ценотических территориальных комплексов (ЦТК). Как пространственные единицы растительного покрова ЦТК соответствуют ландшафтным выделам — природно-территориальным комплексам (ПТК), характеризующимся определенными формами рельефа, литологией, почвами. Таким образом, ЦТК в значительной степени определяют экологические черты отвечающих им ПТК. По современным представлениям (Разумовский, 1981; Юрцев, 1982) ЦТК Порфирьева следует отнести к топологическим единицам сукцессионных систем, дающих понимание временно́й и пространственной динамики растительности, включая и антропогенно обусловленную, в контурах отдельно взятого ПТК. Как указывал сам В. С. Порфирьев (1984), ЦТК может быть использован при картографировании в качестве пространственной категории растительного покрова как единица геоботанического районирования. Вне сомнения, предложенная система единиц ЦТК позволяет более глубоко оценить ландшафтно-экологические закономерности хорологии флоры и соответственно более эффективно решать задачи охраны биоразнообразия.

Не менее глубокое понимание комплексных межкомпонентных природных связей отражено в монографии В. С., опубликованной совместно с зоологами М. М. Алейниковой и Н. М. Утробиной (1979) «Парцеллярная структура елово-широколиственных лесов востока европейской части СССР».

Особое внимание в исследованиях В. С. уделено темнохвойным лесообразующим видам, ели и пихте, находящимся в Республике Татарстан на южной границе своих ареалов, а также сопутствующим им элементам таежной флоры травянистых растений. В различных ландшафтно-экологических условиях на территории республики В. С. совместно со своими учениками, студентами и аспирантами закладывает сеть эколого-топографических рядов и детально изучает на них распространение и состояние растительного покрова. Результатом этой деятельности стало выделение и учреждение государственных памятников природы Республики Татарстан: Мешебашское лесничество, Большой Бор, Кзыл-Тау, Берсутские пихтарники, Игимский бор, Истоки Казанки. Позднее один из них — 371-й квартал Мешебашского лесничества (Мамадышский р-н) — получил название «Пихтарники Порфирьева». По материалам В. С. были утверждены также и памятники природы Горный сосняк, Эстачинский склон.

Являясь членом президиума Татарского республиканского Совета Всероссийского общества охраны природы, В. С. принял непосредственное участие в организации и других памятников природы, в становлении системы особо охраняемых природных территорий Республики Татарстан. Решая практические вопросы охраны растительных ресурсов в республике, он тесно сотрудничает с Татарской лесной опытной станцией и ее директором А. И. Мурзовым, с Министерством лесного хозяйства республики, с сотрудниками которого проведено немалое количество выездов и обследований в лесничествах республики. Наиболее детальные наблюдения, включая и стационарные, проведены В. С. в Раифском лесничестве Волжско-Камского государственного заповедника, в создании которого он принимал активное участие.

Педагогическая деятельность В. С. началась в 1935 г. в должности ассистента кафедры ботаники Казанского государственного педагогического института (КГПИ), где он читал лекции и вел семинарские и практические занятия по курсам анатомии и морфологии растений, систематики и географии растений, охраны природы и др. С 1969 г. В. С. — профессор первой в СССР кафедры охраны природы и биогеоценологии на биолого-почвенном факультете Казанского университета. Здесь В. С. совместно с проф. В. А. Поповым, заведующим этой кафедры, работает над учебным планом подготовки биологов, специализирующихся по охране природы. Значительно позднее, лишь в 1995 г., был утвержден государственный стандарт новых специальностей — экология, природопользование и др., содержание которых во многом повторяет учебный план, разработанный в Казанском университете.

В университете В. С. читает курсы по биогеоценологии, геоботанике, лесоведению, растительным ресурсам, неизменно ведет учебно-полевую практику по экологии в Волжско-Камском заповеднике. На экскурсиях и в экспедициях В. С. не расставался с фотоаппаратом. Все работы он иллюстрировал своими фотографиями.

Дипломники и аспиранты под руководством В. С. выполняют научные исследования по изучению антропогенного воздействия на растительность и флору урбанизированных и рекреационных территорий, активно привлекая современные методы экспериментальной экологии. Все, кто имел возможность видеть, как В. С. готовится к лекционным занятиям, помнят, насколько большое он уделял этому внимание, как тщательно подбирался демонстрационный материал — гербарий, карты, таблицы, схемы, многие из которых сам и готовил. На кафедре В. С. формирует фонд учебного гербария, который активно используется и в настоящее время преподавателями кафедры общей экологии. Часть гербарных сборов В. С. (беломорский и байкальский гербарии) переданы на хранение в фонды гербария Казанского университета (KAZ). На кафедре общей экологии КГУ, возглавляемой проф. Т. В. Роговой, бережно хранятся также карты, с которыми работал В. С., его полевые геоботанические и почвенные описания, выполненные при обследовании эколого-топографических рядов и охраняемых природных территорий. Значительная часть кафедральной библиотеки, которой пользуются аспиранты и сотрудники, это книги из личной библиотеки В. С., с которыми он работал и на страницах которых сохранились его замечания, всегда прицельно точные и емкие. В библиотеке хранятся книги и статьи, подаренные В. С. его коллегами из других городов России и из-за рубежа. Круг его научного общения включал таких выдающихся ботаников нашей страны, как В. Б. Сочава, Т. А. Работнов, В. В. Мазинг, П. Л. Горчаковский, А. А. Ниценко, Б. П. Колесников и многих других. Просматривая эту библиотеку, еще раз убеждаешься в широте научных интересов В. С. и масштабе его личности.

В. С. был одним из инициаторов всеобщего экологического образования, ведения учебных занятий по экологии и охране природы не только в высшей школе, но и в средней; сам проводил занятия со школьниками средней школы № 11 г. Казани. Не менее активно он выступал в печати и по телевидению.

Наряду с основной профессиональной, научной и педагогической, деятельностью, будучи общественно активным человеком, В. С. серьезно и обеспокоенно относился к охране объектов истории и культуры г. Казани. Глубокие знания В. С.

истории города и его архитектуры, увлеченность, с какой он рассказывал о городских улицах и зданиях, их названиях в прошлом, восхищали. Интерес к истории проявился и в коллекционировании. В. С. собрал уникальную коллекцию почтовых открыток с изображением речных судов Волжско-Камских судоходных компаний с начала их становления.

Интеллигентный, скромный, тонко чувствующий и понимающий других людей, в общении В. С. был человеком мягким, деликатным, несколько сдержанным, замечательным собеседником. Особенно если разговор касался его излюбленных тем — ботаники, географии, охраны природы, истории, музыки, литературы. Как писал один из его учеников В. В. Байдерин: «Жизнь и деятельность Вассиана Сергеевича Порфирьева побуждает нас беречь и развивать традиции научной и общечеловеческой культуры» (Байдерин, 1991 : 146). Вассиан Сергеевич Порфирьев скончался 22 февраля 1990 года в г. Казани.

СПИСОК НАУЧНЫХ ТРУДОВ В. С. ПОРФИРЬЕВА

1947. К познанию пихтовых ценозов Татарской АССР // Уч. зап. КГПИ. Вып. 5. С. 17—34.

1950. Темнохвойно-широколиственные леса северо-востока Татарии // Уч. зап. КГПИ, ф-т естествознания. Вып. 9. С. 47—119.

1953. К проблеме изменения типов лесов волжско-камской долины в условиях Большой Волги // Уч. зап. КГУ. Т. 113. Вып. 1. С. 77—85.

1959. Хвойно-широколиственные леса Волжско-Камского края и Предуралья и вопросы их классификации // Матер. по классификации растительности Урала. Свердловск. С. 43—47.

1960. О классификации смешанных лесов Предуралья // Тр. Ин-та биол. УФАН СССР. Т. 27. С. 71—79.

О применении понятий серии и цикла при изучении хвойно-широколиственных лесов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 65. Вып. 3. С. 93—102.

1961. Елово-широколиственные леса Раифы // Тр. о-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. Т. 64. С. 63—145.

О влиянии Куйбышевского водохранилища на хвойные леса долины Волги: Тез. науч. конф. Казанск. пед. ин-та за 1960 г. Казань. С. 76—78.

Опыт перестройки курса морфологии растений в пед. ин-те на эволюционной основе: Тез. и сообщ. на метод. совещ. в Ак. пед. наук. С. 5—8.

1962. К вопросу о единицах лесной типологии: Тез. науч. конф. 1961 г. КГПИ. Казань. С. 56—60.

Сохранить участки таежных лесов в Волжско-Камском крае // Охрана природы и заповедное дело в СССР. Бюл. Комиссии по охране природы при Госплане СССР. № 7. С. 34—44.

1963. К синэкологии ели в Татарии // Матер. науч. конф. 1962 г. КГПИ. Казань. С. 225—234.

Об охране растительных ресурсов Татарии // Природа Татарии и ее охрана. Казань. С. 58—73.

1964. Опыт классификации хвойно-широколиственных лесов Волжско-Камского края // Бот. журн. Т. 49. № 2. С. 210—222.

Памяти Агнии Дмитриевны Плетневой-Соколовой (1899—1963) // Бот. журн. Т. 49. № 7. С. 1073—1075. (Совместно с З. М. Кудановой).

1965. К проблеме биогеоценотического изучения леса // Проблемы современной ботаники. Т. 1. М. С. 275—278.

Комплексно решать вопросы охраны природы // Шестое Всесоюзное совещание по охране природы. Минск. С. 140—141.

Андрей Яковлевич Гордягин (К 100-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 51. № 7. С. 1035—1039.

1967. Памяти В. Н. Сукачева // Бот. журн. Т. 62. № 11. С. 1085—1088.

Растительный покров Волжско-Камского края и вопросы его охраны // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 72. № 1. С. 55—67.

1968. К проблеме изучения доминантов и эдификаторов растительного покрова // Уч. зап. Перм. ун-та. Матер. 1-го межвуз. совещ. по биологии и экологии эдификаторов. Пермь. С. 13—19.

Ландшафтно-ценотические связи в растительном покрове Раифы // Матер. науч. сессии, посвящ. работам в Волжско-Камском заповеднике. Казань. С. 12—14.

Некоторые итоги и перспективы изучения растительности Волжско-Камского заповедника // Матер. науч. сессии, посвящ. работам в Волжско-Камском заповеднике. Казань. С. 14—16.

О динамике еловых лесов в Волжско-Камском крае // Матер. по динамике раст. покрова. Владимир. С. 45—47.

Растительность Раифы // Тр. Волжско-Камского заповедника. Вып. 1. Казань. С. 106—136

Сергей Яковлевич Соколов (к 70-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 63. № 1. С. 121—130.

Ботанические, лесоводственные и зоологические исследования на территории Волжско-Камского государственного заповедника // Тр. Волжско-Камского заповедника. Вып. 1. Казань. С. 14—39. (Совместно с В. А. Поповым и Н. В. Напалковым).

1969. О растительном покрове Волжско-Камского заповедника // Природа Волжско-Камского заповедника. Казань. С. 52—90.

1970. Страусник как индикатор грунтовых вод: Тез. Всесоюзн. симп. по вопр. водного обмена растений как элемента круговорота вещества и энергии в осн. типах раст. СССР. Иркутск. С. 143—145.

Хвойно-широколиственные леса Волжско-Камского края // Доклад-обобщение опубликованных работ к защ. на соискание ученой степени д-ра биол. наук. Л. 73 С.

1971. О морфологических и экологических аспектах классификации хвойно-лиственных лесов // Тез. докл. совещ. по классиф. раст. Л. С. 75—76.

Проблема охраны растительного покрова и редких видов в Волжско-Камском крае // Вопросы охраны ботан. объектов. Л. С. 229—232.

Охрана ландшафта и памятников природы // Природа Татарии и ее охрана. Вып. 2. Казань. С. 144—158. (Совместно с В. И. Гараниным, М. В. Марковым, А. В. Ступишиным).

1972. Геоботанический метод в лесной типологии // Лесоведение. № 3. С. 90—102.

Карта растительности ТАССР. Учебная физич. карта ТАССР.

О пихте сибирской в лесах Раифы // Тр. Волжско-Камского заповедника. Вып. 2. Казань. С. 22—29.

К истории кафедры ботаники в Казан. пед. ин-те // Уч. зап. КГПИ. Вып. 98. (Совместно с Н. Н. Поповым).

Памяти С. Я. Соколова // Бот. журн. Т. 57. № 10. С. 1352. (Совместно с К. В. Николаевой).

1973. Принципы охраны растительного покрова на примере Волжско-Камского региона // Тез. V делегатск. съезда ВБО. Киев. С. 44—46.

1974. Вопросы связи классификации и районирования растительного покрова на примере Волжско-Камского края: Тез. IV Всесоюзн. совещ. по классиф. раст. Львов. С. 46—48.

О лесных ресурсах Татарской АССР // Растительные ресурсы Южного Урала и Среднего Поволжья и вопросы их рационального использования. Уфа. С. 66—68.

1975. Задачи и принципы подготовки специалистов высшей квалификации по охране природы и биоценологии в Казанском университете // Охрана природы и биогеоценология. Вып. 1. Казань. С. 6—18. (Совместно с В. А. Поповым и В. И. Гараниным).

Опыт исследования рекреационной динамики растительности в условиях зеленой зоны Казани: Тез. XII Междунар. ботан. конгресса. Л. Т. 2. С. 552. (совместно с Т. В. Роговой).

[Рец.]. П. Л. Горчаковский «Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала» М.: Наука. 1972 // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 80. Вып. 1. С. 152—154.

К синэкологии страусника обыкновенного, индикатора грунтовых вод // Водный обмен в основных типах растительности. Новосибирск. С. 337—342.

Вопросы изучения и охраны лесного растительного покрова Татарской АССР и сопредельных территории // Охрана природы и биогеоценология. Вып. 1. Казань. С. 19—76.

1976. Ценотические территориальные комплексы и их значение в экологическом синтезе ландшафта: Тр. IV симпоз. по проблемам экол. исслед. ландшафта. Братислава, ЧССР. С. 1—8

1977. Памятники природы Татарии. Казань. С. 13—144. (Совместно с В. А. Поповым, В. И. Гараниным и Р. Г. Ивановой).

О влиянии факторов водной и ветровой эрозии на береговые ценозы Куйбышевского водохранилища в Волжско-Камском заповеднике // Тр. Волжско-Камского заповедника. Вып. 3. Казань. С. 139—156. (Совместно с Л. В. Поярковой).

Южно-таежные памятники природы Татарии // Охрана природы и биогеоценология. Казань. С. 3—52.

Ценотические территориальные комплексы как элемент пространственной структуры растительного покрова: Тез. V совещ. по классиф. растительности. Новосибирск. С. 69—71.

1979. К проблеме охраны природы на городской территории // Вопросы биологии растений и охрана растительного мира. Иваново. С. 48—54. (Совместно с Н. Г. Ильминских).

Памятники природы Татарской АССР, подлежащие охране // Проблемы охраны природы Татарии. Казань. С. 104—109. (Совместно с В. И. Гараниным и Ю. С. Котовым).

Парцеллярная структура елово-широколиственных лесов востока европейской части СССР. М. С. 3—92. (Совместно с М. М. Алейниковой и Н. М. Утробиной).

1980. О полевой практике по биогеоценологии // Проблемы природоохранного просвещения. Новосибирск. С. 165—170. (Совместно с Т. И. Водолажской, В. И. Гараниным, Т. В. Роговой).

Ценотические территориальные комплексы сосновых лесов Раифы: Тез. итогов. науч. сессии, посвящ. 20-летию Волжско-Камского запов. Казань. С. 6—8.

1983. Особенности организации растительного покрова в условиях антропогенного ландшафта: Тез. VII делегатск. съезда ВБО. С. 162—163.

1984. О динамике распространения ели на ее южной границе в Татарской АССР // Биол. науки. № 3. С. 78—82. (Совместно с В. Т. Шаландиной).

О ценотических территориальных комплексах // Бот. журн. Т. 69. № 11. С. 61—68.

К изучению экотонов лесных биогеоценозов Волжско-Камского государственного заповедника // Современные проблемы географии экосистем. М. С. 142—144. (Совместно с Т. В. Роговой).

1985. Охрана достопримечательных объектов природы // Проблемы охраны природы Татарии. Казань. С. 51—59. (Совместно с В. И. Гараниным и Т. В. Роговой).

1989. Кленовая гора (природно-территориальные комплексы) // Памятники природы Марийской республики. Йошкар-Ола. С. 5—17.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байдерин В. В. Памяти Вассиана Сергеевича Порфирьева (10 XII 1907—22 II 2007) // Бот. жур. 1991. Т. 76. № 1. С. 143—148.

Порфирьев В. С. Ландшафтно-ценотические комплексы // Бот. жур. 1984. Т. 69. № 11. С. 61—68.

Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М., 1981. 230 с.

Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. № 4. С. 3—22.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 10)

PLANTAE VASCULARES

Стр.

Elymus L. sect. Goulardia (Husnot) Tzvel. subsect. Curvati (Nevski) Tzvel. comb. et stat. nov. 1588
Elymus L. sect. Goulardia (Husnot) Tzvel. subsect. Subsecundi (Nevski) Tzvel. comb. et stat. nov. 1588
Elymus L. sect. Goulardia (Husnot) Tzvel. subsect. Pendulini (Nevski) Tzvel. comb. et stat. nov. 1588
Elymus L. sect. Goulardia (Husnot) Tzvel. subsect. Ciliares (Nevski) Tzvel. comb. et stat. nov. 1588
Elymus L. sect. Goulardia (Husnot) Tzvel. subsect. Canini (Nevski) Tzvel. comb. et stat. nov. 1588
Elymus L. sect. Goulardia (Husnot) Tzvel. subsect. Trachycauli Tzvel. subsect. nov. 1588
Elymus L. sect. Goulardia (Husnot) Tzvel. subsect. Boreales (Nevski) Tzvel. comb. et stat. nov. 1589
Elymus L. sect. Goulardia (Husnot) Tzvel. subsect. Pubescentes (Nevski) Tzvel. comb. et stat. nov. 1589
Elymus L. sect. Goulardia (Husnot) Tzvel. subsect. Fibrosi (Nevski) Tzvel. comb. et stat. nov. 1589
Elymus barbulatus (Nevski ex Tzvel.) Tzvel. comb. et stat. nov. 1588
Elymus probatovae Tzvel. sp. nov. 1592
Elymus amgensis Tzvel. sp. nov. 1593
Elymus peschkovae Tzvel. nom. nov. 1589
Elymus khokhrjakovii Tzvel. sp. nov. 1589
Elymus peschkovae Tzvel. var. amgunensis Tzvel. var. nov. 1594
Elymus dahuricus Turcz. ex griseb. var. czticus Tzvel. var. nov. 1590
Elymus dahuricus Turcz. ex griseb. var. excelsiformis Tzvel. var. nov. 1590
Elymus petrovii Tzvel. sp. nov. 1590
Elymus pendilinus... var. yezoense (Honda) Tzvel. comb. et stat. nov. 1592
Elymus peschkovae Tzvel. var. pilosifolius (Khokhr.) Tzvel. comb. et stat. nov. 1594
Elymus lenensis (M. Popov) Tzvel. var. kuvajevii Tzvel. var. nov. 1595
Elymus kronokensis (Kom.) Tzvel. var. dasyphyllus (Khokhr.) Tzvel. comb. et stat. nov. 1595
Elymus vassiljevii Czer. var. laxe-pilosus (Jurts.) Tzvel. comb. et stat. nov. 1595

Elymus macrourus (Turcz.) Tzvel. var. neplianus (V. Vassil.) Tzvel. comb. et stat. nov. 1595
Elymus macrourus (Turcz.) Tzvel. var. pilosivaginata (Jurtz.) Tzvel. comb. et stat. nov. 1595
Scutellaria botbaevae Lazkov sp. nov. 1596
Phlomoides milkoi Lazkov sp. nov 1598
Phlomoides goloskokovii Lazkov sp. nov. 1599

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные. Решение о публикации принимается редакционной коллегией журнала после рецензирования, с учетом научной зависимости и актуальности представленных материалов.

Объем рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам и рисунки): для обзорных статей — до 30 стр., для оригинальных статей, сообщений, систематических обзоров — 25, описания новых таксонов, флористических находок, по охране растительного мира — 15, для хроники и рецензий — 5—6 стр. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

Общий порядок расположения частей статьи

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора.
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора и название статьи на английском языке.
5. Название учреждения, где выполнялась работа, и его почтовый адрес, включая факс и адрес электронной почты.
6. Аннотация (не более 15 строк).
7. Ключевые слова.
8. Текст статьи: Цели и задачи исследования, Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы.
9. Благодарности.
10. Список литературы (с новой страницы).
11. Таблицы (каждая на отдельном листе).
12. Подписи к рисункам (на отдельном листе).
13. Рисунки.
14. Резюме на английском и русском языках (до 1 страницы).

При оформлении систематических обзоров и описании новых таксонов необходимо пользоваться правилами Международного кодекса ботанической номенклатуры.

Таблицы нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. На полях рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней.

Иллюстрации (рисунки, диаграммы, графики, фотографии) представляются в двух экземплярах с приложением подписей на отдельной странице. На обороте каждого рисунка и фотографии карандашом указываются фамилии авторов и номер рисунка, обозначаются верх и низ. Рисунки нумеруются в порядке упоминания в тексте. На полях статьи (слева) указываются карандашом места их расположения (при первом упоминании). Иллюстрации объектов, исследованных с помощью микроскопа (светового, электронных — трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки.

Ссылки на работы приводятся в хронологическом порядке опубликования, например: (Schaft, 1931; Carniel, 1961; Алексеев, 1987; Романов и др., 1996; Сравнительная.., 1999).

Примеры библиографического описания.

Для монографий:

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Изд. 2. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Грейтер В. и др. Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс) / Пер. с англ. СПб., 2001. 210 с.

Cronquist A. The evolution and classification of flovering plants. 2nd ed. New York, 1988. 555 p.

Для журналов:

Князев М. С. Новый вид рода *Veronica* (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 116—119.

Inamdar I. A., Murty G. S. Vein-endings of some *Solanaceae* // Proc. Ind. Acad. Sci. 1981. Vol. 90. N 1. P. 33—56.

При описании таксонов, оформлении таксономических обзоров и обсуждении номенклатурных вопросов авторы должны строго следовать «Международному кодексу ботанической номенклатуры (Сент-Луисский)». СПб., 2001, с учетом изменений и дополнений, принятых на XVII МБК в Вене, в 2005 г. (см.: Егорова Т. В. Об основных номенклатурных предложениях по дополнению и изменению «Международного кодекса ботанической номенклатуры», принятых на заседаниях Номенклатурной секции XVII Международного ботанического конгресса, 12—16 июля 2005 г., Вена // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 8. С. 1232—1241). Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский и русский тексты их описаний. Для палеоботанических работ описание должно быть представлено на латинском или английском языках и сопровождаться текстом на русском языке.

Статьи с материалами о новых таксонах обязательно должны сопровождаться присылкой типа или изотипа этих таксонов. Гербарий присылать на имя ответственного секретаря Редакционной коллегии Малышевой Н. В. Далее он передается на хранение в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Электронная копия рукописи. К 2 экземплярам рукописи, подписанной авторами, необходимо приложить дискету с файлом статьи в формате Word for Windows. Иллюстрированный материал (рисунки, фотографии и пр.) нужно представить на дискетах или CD-дисках в виде отдельных файлов с обязательной их распечаткой или с приложенными оригиналами. Цифровые изображения, представляемые в виде файлов, принимаются на носителях: Floppy 3.5″, CD, MO (до 640 Мб), ZIP (до 100 Мб), Flash. носитель информации должен читаться компьютерной платформой PC.

Информацию о «Ботаническом журнале» можно найти в Internet на сайте: http://binran.ru. Адрес электронной почты издательства и редакции: main@naukaspb.spb.ru (с указанием — для «Ботанического журнала»).

Статьи следует направлять по адресу:

Редакция «Ботанического журнала»
Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
Менделеевская линия, 1
Санкт-Петербург
199034

ВНИМАНИЮ АВТОРОВ

Требования к авторским изобразительным оригиналам

Фотография, рисунок.

- — Изображения на фотографии должны быть четкими, но не очень контрастными.
- — Зернистость фотографии не должна быть заметной.
- — На фотографиях не должно быть механических повреждений (трещин, заломов) на информативно-важных участках изображения.
- — Масштаб вопроизведения должен быть не более 150 %.
- — Изображения, имеющие растр, технически непригодны.
- — Фотографии должны быть представлены в 2 экземплярах размером не более 210 × 297 мм и не менее 50 × 60 мм.

Принтерная распечатка электронной версии и ксерокопия не может служить оригиналом, необходимо прикладывать оригинальные файлы, с которых была получена эта распечатка.

Цифровые изображения.

- — Цифровые изображения, предоставляемые в виде файлов, принимаются на носителях: Floppy 3.5″, CD, MO (до 640 мб), ZIP (100 мб), Flash. Носитель информации должен читаться компьютерной платформой PC.
- — Векторная (штриховая) графика принимается в виде файлов программы, в которой были созданы и файлы программы CorelDRAW — cdr (версий 7-11).
- — Растровая (штриховая) графика принимается в виде факлов программы, в которой были созданы, а также в виде файлов с разрешением: *.tif, *.jpg, *.psd, *.eps.
- — Тоновые (растровые) изображения принимаются в виде файлов программы, в которой были созданы: *.tif, *.jpg (не должно быть компрессии с потерями), psd.
- — Комбинированные изображения (тоновое изображение со штриховыми элементами) принимается в виде файлов программы, которая их породила, и файлов программы CorelDRAW — cdr (версий 7-11).
- — Обязательно наличие распечатки предоставляемого файла.
- — Цифровые изображения сопровождаются оригиналом (с чего были оцифрованы).
- — Не рекомендуется использовать шрифты менее 5 кегля для одноцветных и 8 кегля для цветных изображений, а также линии толщиной менее 0.15 мм.
- — Рекомендуется к файлам прилагать используемые шрифты.
- — Реальный размер изображения в электронном виде должен соответствовать размерам оригинала (при требуемом разрешении).
- — Изображения должны иметь разрешение: тоновые иллюстрации — 300—600 dpi, комбинированные — 300—600 dpi, штриховая графика — 600 dpi, штриховая графика, насыщенная мелкими информативно-важными элементами — до 1200 dpi.
- — Многослойные файлы предоставляются без сведения слоев.

Примечание.

Во всех случаях, непредусмотренных в настоящем документе, вопрос о приеме иллюстративного материала решается на этапе предварительного просмотра.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2008. VOL. 93. N 10)

Page

Yakovleva O. V., Ivanova A. N., Barmicheva E. M. Protein inclusions in plastids: typification, distribution, significance for diagnostics and phylogeny 1513

COMMUNICATIONS

Bakalin V. A. Features of the liverwort flora of the southern Russian Far East 1537
Savinov I. A. Floral evolution in the *Celastrales* order 1544
Vasilevich V. I. Dry grassland communities in the North-Western European Russia . . . 1556
Cheryomushkina V. A., Sheremetova S. A., Buko T. E. *Dracocephalum krylovii* (*Lamiaceae*) coenopopulations in Mountain Shoria (Kemerovo Region) 1565
Shmalkova N. Yu., Shpak O. V., Lukjanova L. M. Pigment content in some moss species in Khibiny Mountains 1578

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Tzvelev N. N. On the genus *Elymus* (*Poaceae*) in Russia 1587
Lazkov G. A. New species of the *Lamiaceae* from Middle Asia 1596

FLORISTIC RECORDS

Mochalova O. A. On the finding of *Potamogeton strictifolius* and *Potamogeton* × *sparganiifolius* (*Potamogetonaceae*) in the North-Eastern Asia 1602
Khlyzova N. Yu. On the record of *Caldesia parnassifolia* (*Alismataceae*) in Lipetsk Region 1605
Pimenov M. G., Kljuykov E. V., Degtjareva G. V. *Ferula xylorhachis* (*Umbelliferae*), a new species for the flora of Middle Asia 1607

CHROMOSOME NUMBERS

Philippov E. G., Kulikov P. V., Knyasev M. S. Chromosome numbers in *Astragalus* and *Hedysarum* (*Fabaceae*) species of the Russian flora 1614

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH

Voronova O. N. Rapid analysis of ovules by method of clearing and its use in embryology 1620

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Geltman D. V. Mikhail Georgievich Pimenov: to 70th anniversary 1626
Geltman D. V. Gennady Pavlovich Yakovlev: to 70th anniversary 1648
Rogova T. V., Lubarsky E. L. Vassian Sergeevich Porfiref (1907—1990) 1658
Index of new plant names 1665
Rules for the authors 1667

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2008. Т. 93. № 10)

Стр.

Яковлева О. В., Иванова А. Н., Бармичева Е. М. Белковые включения в пластидах: типизация, распределение, значение для диагностики и филогении 1513

СООБЩЕНИЯ

Бакалин В. А. Особенности флоры печеночников юга российского Дальнего Востока 1537
Савинов И. А. Эволюция цветка в порядке *Celastrales* 1544
Василевич В. И. Боровые пустоши Северо-Запада России 1556
Черемушкина В. А., Шереметова С. А., Буко Т. Е. Ценопопуляции *Dracocephalum krylovii* (*Lamiaceae*) в Горной Шории (Кемеровская область) 1565
Шмакова Н. Ю., Шпак О. В., Лукьянова Л. М. Содержание пигментов некоторых видов мхов в Хибинах 1578

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Цвелёв Н. Н. О роде *Elymus* L. (*Poaceae*) в России 1587
Лазьков Г. А. Новые виды *Lamiaceae* из Средней Азии 1596

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Мочалова О. А. О находке *Potamogeton strictifolius* и *Potamogeton* × *sparganiifolius* (*Potamogetonaceae*) на северо-востоке Азии 1602
Хлызова Н. Ю. О находке *Caldesia parnassifolia* (*Alismataceae*) в Липецкой области 1605
Пименов М. Г., Клюйков Е. В., Дегтярева Г. В. *Ferula xylorhachis* (*Umbelliferae*) — новый вид для флоры Средней Азии 1607

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

Филиппов Е. Г., Куликов П. В., Князев М. С. Числа хромосом видов *Astragalus* и *Hedysarum* (*Fabaceae*) флоры России 1614

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Воронова О. Н. Экспресс-анализ семязачатков методом просветления и его использование в эмбриологии 1620

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Гельтман Д. В. Михаил Георгиевич Пименов: к 70-летию со дня рождения 1626
Гельтман Д. В. Геннадий Павлович Яковлев: к 70-летию со дня рождения 1648
Рогова Т. В., Любарский Е. Л. Вассиан Сергеевич Порфирьев (1907—1990) 1658
Указатель новых названий растений 1665
Правила для авторов 1667

ДЛЯ ЗАМЕТОК

Уважаемые подписчики журналов издательства «Наука»!

Подписка на академические журналы издательства «Наука» в I полугодии 2009 г. будет проводиться по той же схеме, по которой она велась во II полугодии 2008 г., — по ценам Объединенного Каталога Прессы России «Подписка-2008» (т. 1) в отделениях связи, а также по специальным (сниженным) ценам.

Специальные (сниженные) цены предоставляются государственным научно-исследовательским организациям Российской академии наук, а также их сотрудникам. В связи с недостаточностью бюджетного финансирования подписка для других учреждений и их специалистов будет осуществляться на общих основаниях.

Индивидуальные подписчики академических организаций смогут оформить подписку по специальным ценам, предъявив служебное удостоверение. Лица, желающие получать подписные издания непосредственно на свои почтовые адреса, а также иногородние подписчики смогут оформить ее по специальным заявкам. Индивидуальная подписка по-прежнему будет проводиться по принципу «Один специалист — одна подписка».

Коллективные подписчики академических организаций, перечисленные выше, для оформления своего заказа должны будут направить в издательство «Наука» надлежаще оформленные бланк-заказы. При положительном рассмотрении полученных заявок оплата производится через отделения банка или почтовым переводом на основании полученного подписчиками счета ЗАО «Агентство по распространению средств массовой информации» (АРСМИ).

Учреждения РАН, специализирующиеся на комплектовании научных библиотек академических организаций (БАН, БЕН), могут осуществить подписку, как и прежде, непосредственно в издательстве, предварительно согласовав с ним список пользующихся их услугами организаций и количество льготных подписок.

Лицам и организациям, сохранившим право подписки по специальным ценам, достаточно будет при оформлении подписки на I полугодие 2009 г. лишь подтвердить заказ, указав в письме номер своего кода, присвоенного АРСМИ при предыдущем оформлении подписки.

Бланки заказов как коллективных, так и индивидуальных подписчиков будут приниматься только с печатью организации (оттиск должен быть четким и читаемым).

Убедительно просим всех индивидуальных и коллективных подписчиков журналов издательства «Наука», имеющих право на подписку по специальным ценам, заблаговременно направлять свои заказы и письма по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90, комн. 430, факсы: 334-76-50, 420-22-20 или электронный адрес: uvg@naukaran.ru

Поздно поданная заявка будет оформляться только с соответствующего месяца.

В конце этого номера журнала публикуются бланки заявок с указанием цены подписки, доставляемой по Вашему адресу.

Издательство «Наука»

Российская академия наук • Издательство «Наука»

Заявка, подписанная руководителем и заверенная печатью организации, направляется письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90. Для ускорения обработки Вашего заказа высылайте копию заявки по факсу (495) 420-22-20 либо по электронной почте: irab@arsmi.ru

Заявка
на специальную подписку
на журналы издательства «Наука»
с доставкой по почте
через Агентство по распространению
средств массовой информации (АРСМИ)
в I полугодии 2009 года

Химические науки • Биологические науки • Журналы РАН общего содержания

Наименование организации (сокращенно и полностью) ______________________________

____

Местонахождение: почтовый индекс ____________ область (край, респ.) ______________________________
город ______________________ ул. ____________________ дом ______ корп. ______________________
код+тел. ______________________ факс ____________ e-mail ______________________
Полностью почтовый адрес организации для писем и бандеролей (если отличается от адреса местонахождения) ______________________________

____

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АРСМИ (если обращались ранее) ______________________
Просим оформить специальную адресную подписку на отмеченные ниже журналы:

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70008	Агрохимия	6								700	
70112	Биологические мембраны	3								800	
27233	Биология внутренних вод	2								700	
71151	Биология моря	3								900	
71150	Биоорганическая химия	6								800	
70054	Биохимия	6								900	
70056	Ботанический журнал	6								800	
70147	Вопросы ихтиологии	3								900	
70178	Высокомолекулярные соединения	6								900	
70211	Генетика	6								900	
70219	Геохимия	6								800	
70244	Доклады РАН	18								1200	
70284	Журнал аналитической химии	6								900	
70286	Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова	3								900	
70293	Журнал общей биологии	3								900	
70294	Журнал общей химии	6								900	
70292	Журнал неорганической химии	6								600	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70301	Журнал органической химии	6								900	
70296	Журнал прикладной химии	6								900	
70299	Журнал физической химии	6								900	
70302	Журнал эволюционной биохимии и физиологии	3								900	
70333	Зоологический журнал	6								800	
70350	Известия РАН. Серия биологическая	3								900	
70430	Кинетика и катализ	3								900	
18970	Книга. Исследования и материалы	2								250	
70438	Коллоидный журнал	3								900	
71057	Координационная химия	6								800	
70495	Лесоведение	3								800	
70561	Микология и фитопатология	3								800	
70540	Микробиология	3								900	
70562	Молекулярная биология	3								900	
88744	Нейрохимия	2								900	
70359	Неорганические материалы	6								900	
70617	Нефтехимия	3								900	
70669	Океанология	3								900	
70676	Онтогенез	3								700	
70690	Палеонтологический журнал	3								900	
70743	Паразитология	3								700	
70701	Почвоведение	6								800	
70740	Прикладная биохимия и микробиология	3								900	
70773	Радиационная биология. Радиоэкология	3								900	
70777	Радиохимия	3								900	
70786	Растительные ресурсы	2								900	
71024	Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова	6								900	
15590	Российский иммунологический журнал	2								300	
70810	Сенсорные системы	2								700	
18969	Средние века	2								250	
70981	Теоретические основы химической технологии	3								900	
71003	Успехи современной биологии	3								700	
71007	Успехи физиологических наук	2								900	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
71025	Физиология растений	3								900	
71152	Физиология человека	3								900	
71068	Химическая физика	6								800	
71051	Химия высоких энергий	3								800	
71052	Химия твердого топлива	3								900	
71063	Цитология	6								700	
71113	Электрохимия	6								900	
71110	Энтомологическое обозрение	2								900	

ВСЕГО заказано журналов на сумму: ____

(*прописью*)

НДС не облагается. (В случае введения НДС на научную периодику издательство будет вынуждено провести соответствующую корректировку на подписную цену). Оплату гарантируем на расчетный счет ЗАО «Агентство по распространению средств масовой информации (АРСМИ) в течение 5 банковских дней после получения счета.

ДИРЕКТОР ОРГАНИЗАЦИИ

ГЛАВНЫЙ БУХГАЛТЕР М. П.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится только после получения счета от ЗАО «АРСМИ». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения подписных заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством по распространению средств массовой информации (АРСМИ) в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный Организацией в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АРСМИ по адресу: 127220 Москва, а/я 48; тел. (495) 105-56-84, 105-56-85, факс (495)257-40-75, e-mail: irab@arsmi.ru

Российская академия наук • Издательство «Наука»

Заявка, подписанная руководителем и заверенная печатью организации, направляется письмом
в издательство «Наука» по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90.
Для ускорения обработки Вашего заказа высылайте копию заявки по факсу (495) 420-22-20
либо по электронной почте: irab@arsmi.ru

Заявка
на специальную подписку
на журналы издательства «Наука»
с доставкой по почте
через Агентство по распространению
средств массовой информации (АРСМИ)
в I полугодии 2009 года

Физика. Математика. Астрономия • Геология. Технические науки. • Географические науки • Журналы РАН общего содержания

Наименование организации (сокращенно и полностью) ____________________

Местонахождение: почтовый индекс __________ область (край, респ.) __________
город __________ ул. __________ дом ______ корп. __________
код+тел. __________ факс __________ e-mail __________
Полностью почтовый адрес организации для писем и бандеролей (если отличается от адреса местонахождения) __________

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АРСМИ (если обращались ранее) __________
Просим оформить специальную адресную подписку на отмеченные ниже журналы:

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70001	Автоматика и телемеханика	6								900	
70010	Акустический журнал	3								900	
70237	Алгебра и анализ	3								900	
70030	Астрономический вестник	3								700	
70024	Астрономический журнал	3								900	
70053	Биофизика	3								900	
70134	Водные ресурсы	3								900	
70162	Вулканология и сейсмология	3								800	
70217	Геология рудных месторождений	3								900	
70218	Геомагнетизм и аэрономия	3								900	
70215	Геоморфология	2								800	
70228	Геотектоника	3								900	
70393	Геоэкология. Инженерная геология, гидрогеология, геокриология	3								900	
70253	Дефектоскопия	6								700	
70239	Дискретная математика	2								600	
70244	Доклады РАН	18								1200	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70287	Журнал вычислительной математики и математической физики	6								600	
70298	Журнал технической физики	6								900	
70303	Журнал эксперименальной и теоретической физики	6								900	
64235	Вестник Южного научного центра РАН	2								300	
70324	Записки Российского минералогического общества	3								900	
70335	Защита металлов	3								800	
70406	Известия РАН. Механика жидкости и газа	3								900	
70408	Известия РАН. Механика твердого тела	3								900	
70351	Известия РАН. Серия географическая	3								900	
70355	Известия РАН. Серия математическая	3								800	
70356	Известия РАН. Серия физическая	6								900	
70405	Известия РАН. Теория и системы управления	3								900	
70360	Известия РАН. Физика атмосферы и океана	3								900	
70407	Известия РАН. Энергетика	3								900	
70363	Известия русского географического общества	3								700	
70420	Исследования Земли из космоса	3								900	
70459	Космические исследования	3								800	
70447	Кристаллография	3								900	
70493	Литология и полезные ископаемые	3								800	
70560	Математические заметки	6								500	
70512	Математический сборник	6								600	
70502	Математическое моделирование	6								700	
70571	Микроэлектроника	3								700	
70670	Оптика и спектроскопия	6								900	
70642	Петрология	3								800	
70760	Письма в «Астрономический журнал»	6								700	
70768	Письма в «Журнал технической физики»	12								900 (за месяц)	
70304	Письма в «Журнал экспериментальной и теоретической физики»	6								900	
70748	Поверхность. Рентгеновские, синхротронные и нейтронные исследования	6								700	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70706	Прикладная математика и механика	3								900	
70556	Проблемы машиностроения и надежности машин	3								700	
70741	Проблемы передачи информации	2								700	
70776	Радиотехника и электроника	6								900	
70797	Расплавы	3								700	
73390	Стратиграфия. Геологическая корреляция	3								800	
70982	Теоретическая и математическая физика	6								600	
70965	Теория вероятностей и ее применения	2								800	
70967	Теплофизика высоких температур	3								900	
71002	Успехи математических наук	3								700	
70361	Физика Земли	6								900	
71034	Физика и техника полупроводников	6								900	
71059	Физика и химия стекла	3								900	
71033	Физика металлов и металловедение	6								800	
71058	Физика плазмы	6								900	
71023	Физика твердого тела	6								900	
71036	Функциональный анализ и его приложения	2								600	
71140	Ядерная физика	6								900	

ВСЕГО заказано журналов на сумму:

(*прописью*)

НДС не облагается. (В случае введения НДС на научную периодику издательство будет вынуждено провести соответствующую корректировку на подписную цену). Оплату гарантируем на расчетный счет ЗАО «Агентство по распространению средств массовой информации» (АРСМИ) в течение 5 банковских дней после получения счета.

ДИРЕКТОР ОРГАНИЗАЦИИ

ГЛАВНЫЙ БУХГАЛТЕР М. П.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится только после получения счета от ЗАО «АРСМИ». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения подписных заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством по распространению средств массовой информации (АРСМИ) в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный Организацией в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АРСМИ по адресу: 127220 Москва, а/я 48; тел. (495) 105-56-84, 105-56-85, факс (495)257-40-75, e-mail: irab@arsmi.ru

Заявка индивидуального подписчика
на специальную подписку на журналы издательства «Наука» в I полугодии 2009 г. с доставкой по почте через Агентство по распространению средств массовой информации (АРСМИ) ____________________

Ф.И.О. (полностью) ____________________
Место работы и должность ____________________
Полный почтовый адрес ____________________
телефон ____________________ e-mail ____________________

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АРСМИ (если обращались ранее) ____________________

Индекс	Наименование журналов	На 2008 год по месяцам (отметьте крестиком)						Кол-во комплектов	Итого: сумма в рублях
		январь	февраль	март	апрель	май	июнь		
								1	
								1	
								1	
								1	
								1	
								1	

М. П.

Заполните заявку (копию заявки) и отправьте письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90 или по факсу (495) 420-22-20, 334-76-50. Информацию о ценах можно узнать в заявках на специальную подписку, разосланную в организации, или по телефону для справок: (495) 334-74-50 и 105-56-84, 105-56-85, или электронный адрес: irab@arsmi.ru.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится через отделение банка или почтовым переводом только после получения подписчиком счета с банковскими реквизитами от ЗАО «Агентство по распространению средств массовой информации (АРСМИ) — официального распространителя изданий издательства «НАУКА». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством по распространению средств массовой информации (АРСМИ) в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АРСМИ по адресу: 127220 Москва, а/я 48; тел. (495) 105-56-84, ЗАО «АРСМИ», 105-56-85, факс (495)257-40-75, e-mail: irab@arsmi.ru

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 10. 1513—1672.